SMITHSONIAN
LIBRARY

1902

USNM

EX LIBRIS

William Healey Dall

Division of Mollusks
Sectional Library

Untersuchungen über den Byssusapparat der Lamellibranchiaten.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen naturwissenschaftlichen Fakultät

der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt von

Emil Seydel

aus Heidenheim a. Br.

Division of Mollusks
Sectional Library

Naumburg a. S.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.).

1909.

Von der Fakultät angenommen
am 3. Dezember 1908.

A b d r u c k
aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 27. Abt. f. Anatomie. 1909.
Herausgegeben von Prof. Dr. J. W. SPENGLER in Gießen.
Verlag von GUSTAV FISCHER, Jena.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einführung	466
Material und Untersuchungsmethoden	469
Eigene Untersuchungen.	
I. Arcidae: <i>Arca barbata</i> L. und im Anschluß daran <i>A. lactea</i> L., <i>A. noae</i> L., <i>A. tetragona</i> POLI	471
II. Pectinidae: <i>Pecten varius</i> L.	486
III. Limidae:	
1. <i>Lima inflata</i> LAM. und <i>L. hians</i> GMEL.	497
2. <i>Lima squamosa</i> LAM.	506
IV. Aviculidae: <i>Pinna nobilis</i> L.	509
V. Anomiidae: <i>Anomia ephippium</i> L.	516
Anhang: <i>Aenigma aenigmatica</i> CHEMN.	529
VI. Mytilidae:	
1. <i>M. galloprovincialis</i> LAM. und <i>Mytilus edulis</i> L.	531
2. <i>Modiola barbata</i> L.	546
3. <i>Lithophagus lithophagus</i> L.	549
4. <i>Modiolaria marmorata</i> FORBES	552
VII. Dreisseniidae: <i>Dreissensia polymorpha</i> PALL.	555
Vergleichender Teil	561

Einführung.

Der Byssusapparat spielt im Leben vieler Lamellibranchiaten eine wichtige Rolle als Haftorgan. In alten Zeiten hat er ohne Zweifel einen tiefeingreifenden Einfluß auf die Organisation des werdenden Muschelgeschlechts ausgeübt: bei allen Muscheln, deren Entwicklung bis jetzt bekannt geworden ist, wird er embryonal angelegt. Bei einer großen Zahl wird er später vollständig rückgebildet oder findet sich nur auf verschiedenen Stufen rudimentärer Ausbildung, bei andern aber gestaltet er sich zu einem komplizierten Apparat. Nur solche Formen, bei denen der Byssusapparat in vollster Tätigkeit ist, sollen im Folgenden zur Untersuchung gelangen.

In biologischer Beziehung ist der Byssus eines der interessantesten Gebilde der Muscheln, und er verdient in dieser Hinsicht um so mehr Beachtung, als zu den byssustragenden Muscheln gerade solche gehören, welche eine wirtschaftliche Bedeutung erlangt haben, wie *Meleagrina*, *Mytilus*, *Pinna*, *Arca* u. a.

Es ist nicht zu verwundern, daß ein so eigenartiges Gebilde seit den ältesten Zeiten beschreibender Naturbeobachtung die Aufmerksamkeit auf sich gezogen hat und bis auf diese Tage der Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen ist. Dennoch war eine erneute Bearbeitung berechtigt und nicht nur eine solche der histologischen, sondern auch der morphologischen und biologischen Verhältnisse.¹⁾ Die vergleichend-morphologische Untersuchung ergab vor allem, daß die Muskulatur teilweise unrichtig (*Anomia*, *Pecten* u. a.) und teilweise (*Mytiliden* u. a.) so gedeutet worden war, daß die mit ihrer Hilfe abgeleiteten Beziehungen zwischen Byssusapparat und Fuß anders erschienen, als sie sie sich in Wirklichkeit darstellen.

Ferner haben die außerordentlich vielgestaltigen Byssusgebilde nur einmal eine eingehendere vergleichende Bearbeitung erfahren, die, von A. MÜLLER 1837 noch mit den einfachsten Mitteln ausgeführt, neben zahlreichen Trugschlüssen manche Beobachtungen enthält, die bis heute verkannt und bestritten worden sind.

Zahlreich dagegen sind die Untersuchungen über die byssusbildenden Elemente, aber eine endgültige Entscheidung ist noch nicht gefallen. Die Anschauungen über die Byssusbildung

1) Die naturwissenschaftliche Fakultät der Universität Tübingen hatte für 1906—1907 und wiederholt für 1907—1908 die Preisaufgabe gestellt: „Eingehende die Vertreter mehrerer Familien berücksichtigende histologische Untersuchung der den Byssus bildenden Organe der Lamellibranchiaten.“

haben mannigfaltige Wandlungen durchgemacht: DE HEIDE (1683) und POLI (1791) schreiben dem Byssus eigenes, organisches Wachstum zu, und v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN kehrte 1877 nochmals zu dieser längst überholten Ansicht zurück. DE BLAINVILLE (1825) und noch LEYDIG (1857, 1864) halten ihn für vertrocknete und chitinisierte Muskelfasern, J. MÜLLER (1830) und WAGNER (1835) für umgewandelte Sehnenfasern. F. MÜLLER (1885) und besonders REICHEL (1887 und 1890) behaupten, er sei ein cuticulares Produkt. Andere Untersucher haben im Fuß gelegene Drüsen beobachtet und bringen sie mit dem Byssus in Zusammenhang. Schon RÉAUMUR (1730), LESSER (1744) und CUVIER (1805) erwähnen solche. A. MÜLLER (1837) beschreibt sie für mehrere Muscheln; er unterscheidet ferner zwischen einer „Byssusmaterie“ und einer die Befestigung derselben am Tierkörper vermittelnden „Verbindungsmaterie“. Nur VAILLANT (1865), der die von JOH. MÜLLER (1830) nicht gesehenen Drüsen im Fuß von *Tridacna* beschreibt, schließt sich dieser Auffassung A. MÜLLER's vom Bau des Byssus an. — TULLBERG (1877) unterscheidet im Fuß von *Mytilus* eine grünliche und eine weiße byssogene Drüse und erwähnt „drüsenähnliche“ Zellen in den Falten der Byssushöhle, die von BARROIS (1879, 1880) bei mehreren, aber nur mit gut ausgebildetem Byssus versehenen Formen nachgewiesen werden. BARROIS hält die weißen und grünlichen Drüsen im Fuße von *Mytilus* im Gegensatz zu TULLBERG nur für verschiedene Secretionsstadien einer Drüsenart, ebenso CATTIE (1886), und es ist nach ihm durchaus unangebracht, „de distinguer deux systèmes glandulaires dans le pied des Lamellibranches, dont l'une sécréterait la matière filamenteuse et l'autre la matière agglutinative“. Auch CARRIÈRE (1882), HORST (1889), SLUITER (1892) u. a. können nur eine Drüsenart feststellen; sie sehen aber den Byssus nicht wie TULLBERG, BARROIS und CATTIE als bloßes Drüsenprodukt an, sondern schreiben auch dem Epithel der Byssushöhle einen Anteil an der Bildung des Byssus zu. Dagegen unterscheidet THIELE (1892, 1897) im Fuße einiger Lamellibranchiaten mehrere verschiedene Drüsengruppen. Den Byssus faßt er aber auch als das „Produkt von subepithelialen Drüsenzellen und von Epithelzellen“ auf; seine Bildung hat er nicht näher untersucht.

Der Weg, den meine Untersuchungen über die byssusbildenden Elemente zu gehen hatten, war hiermit angedeutet. Lassen sich verschiedene Drüsensysteme im Fuße der Byssiferen unterscheiden, und, wenn dies der Fall ist, welchen Anteil nimmt ihr Secret am

Aufbau des Byssus? Ferner: Beteiligt sich das Epithel an der Byssusbildung und in welchem Maße?

Der Beschaffenheit des Epithels wurde stets eine große Bedeutung zugeschrieben, da es nicht nur an der Bildung, sondern auch an der Befestigung des Byssus beteiligt sein sollte, und so einfach es erscheint, eine Entscheidung treffen zu können, so zeigt doch schon die vorhandene Literatur die Schwierigkeit und Vielseitigkeit der Frage. Schon A. MÜLLER hatte eine Mitwirkung der die Byssushöhle auskleidenden „Membran“ vermutet und ihr die Abscheidung seiner „Verbindungsmaterie“ zugeschrieben. TULLBERG gab dann zum erstenmal bei *Mytilus edulis* in der Byssushöhle und in der Fußrinne, nur nicht in den von dieser ausgehenden Kanälen das Vorhandensein von Wimpern an. Nach CARRIÈRE soll es sich jedoch um Secretfäden handeln, und Wimpern sollen „nur in den außer Funktion gesetzten Fächern“ der Byssushöhle vorhanden sein. BARROIS findet nur bei wenigen Byssiferen Wimpern und zwar nur bei solchen mit reduziertem Byssus. Auch CATTIE fand nicht bei allen von ihm untersuchten Arten Wimpern. Nach HORST fehlen sie bei *Dreissensia* in der hintern Region der Höhle „ohne Zweifel“ und nach SLUITER ebenso bei *Barbatia helblingia* und *B. virescens*. BOURNE (1907) findet bei *Aenigma*, wie CARRIÈRE bei mehreren andern Formen, Wimpern nur an den Stellen, an welchen eine Secretion nicht stattfindet; außerdem hält er diese Wimpern für unbeweglich.

Während diese Untersucher eine teilweise Bewimperung erkennen, existieren nach der Ansicht der folgenden überhaupt keine Wimpern. KELLOGG (1892) hält sie für „a very regular layer of striated secretion“. Ebenso findet BOUTAN nur unbewegliche Secretstäbchen, welche Wimpern vortäuschen können. Nach REICHEL'S Anschauung über die Natur des Byssus ist das Vorkommen von Wimpern vollständig ausgeschlossen, es kann sich nur um cuticulare Gebilde handeln. Auch nach THIELE handelt es sich nicht um Wimpern, sondern um „cuticulare Fäserchen“.

In biologischer Beziehung erforderten die Verwendung des stark modifizierten Fußes als Lokomotionsorgan und die Mitwirkung des Byssus bei der Ortsveränderung, ferner die Vorgänge bei der Anheftung, Ablösung und Neubildung des Byssus, über welche auch noch in den letzten Arbeiten irrige Angaben gemacht wurden, erneute Beobachtungen.

Material und Untersuchungsmethoden.

Mit Ausnahme von *Dreissensia* kamen nur marine Formen in Betracht. — Das Material habe ich zunächst während eines dreimonatlichen Aufenthalts im Herbst 1906 an der k. k. zoologischen Station zu Triest gesammelt und, da es beim Versand spurlos abhanden kam, während eines 2 $\frac{1}{2}$ monatlichen Aufenthalts im Frühjahr 1907 an der zoologischen Station zu Neapel wiedergesammelt.

Dem k. k. Kuratorium der zoologischen Station zu Triest und der k. württembergischen Regierung bin ich für die Überlassung von Arbeitsplätzen und den Leitern der zoologischen Stationen zu Triest und Neapel für die freundliche Aufnahme, die ich gefunden habe, zu großem Danke verpflichtet.

Die Ausführung der Arbeit erfolgte im zoologischen Institut der Universität Tübingen. Meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. F. BLOCHMANN habe ich für vielfache Unterstützung bei der so unangenehm verzögerten Vollendung dieser Arbeit sehr zu danken.

An den zoologischen Stationen zu Triest und Neapel erstreckten sich meine Untersuchungen auf Beobachtungen und Versuche an lebendem Material über Bildung, Ablösung und Neubildung des Byssus, ferner auf Schnitte durch lebende Tiere zur Beobachtung der Wimperverhältnisse des Epithels des Byssusorgans und auf die Erlangung passend konservierten Materials. Konserviert wurden die Tiere in betäubtem und in unbetäubtem Zustande; zum Betäuben wird am einfachsten 70% Alkohol allmählich und vorsichtig dem Seewasser zugesetzt. Von den Konservierungsmitteln, die ich benutzte, gaben das ZENKER'sche Gemisch und Sublimat in destilliertem (6%) oder in Seewasser (10%) gelöst, mit und ohne Essigsäurezusatz (5%), die besten Resultate. Ferner kamen absoluter Alkohol, das Gemisch von CARNOY, Formol, FLEMMING's schwaches Gemisch und PERENYI'sche Flüssigkeit zur Anwendung.

Die Einbettung erfolgte in Paraffin und in Celloidin. Zur Topographie der Drüsen wurden vollständige Schnittserien von 5 und 10 μ Dicke quer und frontal, zuweilen auch sagittal durch den Fuß gelegt. Zum Aufkleben dieser Serienschnitte benutzte ich eine von OLT (in: Z. wiss. Mikrosk., vol. 23, p. 323) empfohlene Methode, die darin besteht, daß Eiweißgelatine in dünner Lage dem Objektträger aufgestrichen wird, die Schnitte aufgelegt und mit Hilfe von Formol festgeklebt werden. Dabei bestätigte sich mir die vorzügliche Verwendbarkeit dieser Phenolgelatine, doch gelang es mir nie, die Masse

so dünn und vor allem so regelmäßig zu verstreichen, daß sie nach der Färbung der aufgeklebten Schnitte nicht störend gewirkt hätte. Um dies zu vermeiden, schlug ich folgendes Verfahren ein: ein erbsengroßes Stück der Olt'schen Gelatine wurde in einem mit destilliertem Wasser gefüllten Reagenzglas durch gelindes Erwärmen gelöst und mit dieser Lösung der gut gereinigte Objektträger auf einer Fläche begossen. Nach der Benetzung wurde er auf seiner schmalen Kante schief zum Trocknen aufgestellt. Die zurückbleibende Gelatine bildet dann auf ihm einen sehr feinen und gleichmäßigen Überzug, der sich bei keiner Färbung störend bemerkbar macht und doch genügt, die Schnitte tadellos sicher haften zu lassen. Am besten bereitet man sich gleichzeitig eine größere Anzahl solcher Objektträger, wobei es sich, um Verwechslungen zu vermeiden, empfiehlt, die Klebfläche durch Anritzen mit einem Diamanten zu bezeichnen.

Es wird sich im Folgenden ergeben, daß im Fuß der Lamelli-branchier sehr verschiedene Drüsen nebeneinander vorkommen, und es war mein Bestreben, sie sicher und möglichst einfach zu charakterisieren. Dazu erwiesen sich morphologische Angaben wie die Größe und Gestalt der Zellen, der Bau ihres Kerns und die Form ihres Secrets als unzureichend. Die Form des Secrets gibt zwar zuweilen gewisse Anhaltspunkte, indem die Granula verschiedene Größe aufweisen oder eine ganz individuelle Gestalt besitzen können. So enthalten z. B. bei *Lima inflata* bestimmte Drüsen spindelförmige Granula und lassen sich dadurch von andern, rundliche Granula enthaltenden Drüsen unterscheiden. Aber dies sind besonders günstige Fälle, und bei den entleerten, verquollenen, den fertigen Byssus aufbauenden Secreten versagt die morphologische Unterscheidung. Dagegen stellen die histologischen Färbungen in den meisten Fällen ein vorzügliches Hilfsmittel dar, die verschiedenen Drüsensecrete zu einer Unterscheidung zu bringen und gleichzeitig die Erkenntnis ihrer chemischen Natur zu vertiefen.

Im allgemeinen sind die Eiweiße, zu denen auch die Secrete der zu behandelnden Drüsen gehören, sauer-basischer Natur; bald überwiegt der saure, bald der basische Charakter, und die Stärke der Acidität und Basicität kann recht verschieden sein. Die mit sauren und basischen Farbstoffen zu erzielenden Umsetzungen ermöglichen die Unterscheidung acidophiler und basophiler Drüsensecrete, und je nach dem Grad der Acidophilie und Basophilie lassen sich noch feinere Unterschiede machen. Hierfür werden sich im Laufe der Untersuchungen viele Beispiele ergeben. Neben rein

basophilen und acidophilen Drüsen werden sich auch solche finden, die eine unreine Mischfärbung zeigen, indem sie saure und basische Farbstoffe in ähnlicher Menge festhalten. Bei diesen Unterscheidungen darf aber nur auf das reife Secret Rücksicht genommen werden, denn der Inhalt unreifer Secretzellen zeigt in der Regel ein abweichendes färberisches Verhalten.

Ich versuchte eine große Anzahl Farbstoffe, gab aber bald der Doppelfärbung Orange G-DELAFIELD's Hämatoxylin den Vorzug. Orange G habe ich Eosin vorgezogen, nicht nur weil es die Kontrastfarbe zu dem Blau des Hämatoxylin ist, sondern vor allem, weil mit seiner Hilfe in der Färbung viel feinere Nuancen erzeugt werden können, als es mit Eosin auch durch geübte Hand möglich ist. Daneben verwendete ich häufig Tetrabromfluorescein und triphenylrosanilintrisulfosaures Calcium in Pikrinsäure gelöst, welche beide zusammen schöne und sehr scharfe (Dreifach-)Färbungen geben. Im folgenden Teil sollen diese abgekürzt mit T.-Tr. bezeichnet werden. Zum Nachweis mucinhaltiger Secrete benutzte ich fast ausschließlich Thionin und für feinere Strukturverhältnisse HEIDENHAIN's Eisenhämatoxylin, meist ohne Vorfärbung mit Bordeaux R. Außerdem wurden das BIONDI'sche Dreifarbengemisch nach P. MAYER, Methylenblau, P. MAYER's Muchämatein, Alaunkarmin und Pikrokarmin verwendet.

Eigne Untersuchungen.

I. Arcidae.

Der Byssusapparat der Arciden gehört zu den am häufigsten und besten bearbeiteten. — Da er bei den von mir untersuchten Arten große Ähnlichkeit aufweist, so genügt die eingehendere Darstellung einer derselben, als welche mir *Arca barbata* L. am passendsten erschien. Von den andern Arten: *A. noae* L., *A. tetragona* POLI und *A. lactea* L. sollen nur die Abweichungen kurz berührt werden. Diese sind bei *A. noae* und *A. lactea* unbedeutend, bei *A. tetragona* größer.

Arca barbata L. (*Barbatia barb.* L.).

Ihr Byssusapparat zeigt wie bei allen Arciden ursprüngliche Verhältnisse. — Der Fuß bildet auf der Ventralseite des symmetrisch gebauten Tieres eine große, plumpe Masse, von deren mittlerem breitesten Teile sich nach vorn ein kurzer, zungenförmiger Fortsatz erstreckt und die hinten einen dünnen, durchscheinenden

Kiel von wechselnder Größe trägt (Fig. 1). Zwischen diesem und dem mittlern Teile läßt sich nicht selten, besonders beim Kriechen, eine deutliche Einkerbung beobachten, und eine ähnliche Einbuchtung tritt zuweilen auch zwischen dem vordern Fortsatz und dem mittlern Teile auf. Es sind dies die Stellen, an welchen die weitere Gliederung des Fußes, wie sie sich bei den Mytiliden am fortgeschrittensten zeigt, einsetzt.

Die Spitze des Fußes zeigt eine löffelförmige Anshöhlung (*Tr*, Fig. 1), die dem Trichter bei *Pecten varius* und bei andern Byssiferen homolog ist und im Folgenden auch so bezeichnet werden soll. Bei der Locomotion spielt der Trichter eine wichtige Rolle; der weit ausgestreckte Fuß heftet sich mit ihm am Untergrund fest, und durch Kontraktion der Fußmuskeln wird das Tier nachgezogen. Die Beteiligung der ventralen Fußseite bei der Ortsveränderung bedarf einer Richtigestellung. Nächst dem Trichter berührt nur der hintere Kiel mit seiner Basis, welche einer geringen Verbreiterung fähig ist, stets den Boden, der mittlere Teil dagegen meist nicht. Ferner erfahren bei *Arca barbata* die gleich zu beschreibende Fußrinne und der Höhleneingang keine sohlenartige Verbreiterung, wie es von SLUITER (p. 172—173) für *Barbatia helblingia*, eine tropische *Arca*-Art, angegeben worden ist. Sie nehmen an der Fortbewegung keinen aktiven Anteil. Das „Kriechen“ von *Arca* ist demnach nicht mit dem von Gastropoden identisch.

Hinter dem Trichter und von ihm getrennt senkt sich eine Rinne tief in den Fuß ein. Sie läßt einen äußern, meist weitem Teil von einem innern, auf dem Querschnitt spaltförmig erscheinenden Teile unterscheiden (Fig. 30); beide Teile sind durch einen auf jeder Seitenwand verlaufenden Vorsprung deutlich voneinander abgesetzt.

Die Rinne führt in die umfangreiche Byssushöhle, welche den Hauptteil des Fußes einnimmt (Fig. 1). Auf Frontalschnitten (Fig. 27 und 28) zeigt sie elliptischen Umfang; oben hat sie ihre größte Länge und, wie Querschnitte (Fig. 31, 33) zeigen, auch ihre größte Breite; gegen den Ausgang zu neigen sich ihre Wände trichterförmig zusammen, wodurch derselbe beträchtlich schmaler und kürzer wird, als es ihr Innenraum ist. In diesen hängt ein breitkeilförmiger, muskulöser Wulst herab (Fig. 1, 31, 33), dessen Oberfläche in zahlreiche dünne Falten gelegt ist. Nur die vordersten Falten stehen in der Längsrichtung des Fußes, die übrigen sind von oben und hinten schief nach unten und vorn gerichtet (Fig. 27, 28); die hintern überdecken die vordern. Im obern Teil der Höhle ver-

schmilzt der freie seitliche Rand der Falten und im hintern Teile der Höhle auch ihr unterer Rand mit der Höhleninnenwand, so daß geschlossene Fächer zustande kommen (Fig. 28).

Die Zahl der Falten nimmt mit der Größe der Tiere zu. Bei einem Exemplar mittlerer Größe von 2,8 cm Schalenlänge zählte ich 43 Falten, links 20, rechts 23; bei einem großen, 3,6 cm langen Exemplar 91 Falten, links 43, rechts 48 und bei einem jungen, nur 0,8 cm langen Tier fand ich links 6, rechts 7, zusammen also nur 13 Falten. Die Dicke der Falten betrug bei einem 3 cm langen Exemplar im Durchschnitt 70 μ . — Die zwischen dem äußern und innern Teile der Rinne vorhandenen Vorsprünge setzen sich auch in die Höhle fort (I, Fig. 31).

Bei *Arca noae* ist die Höhle größer, zeigt aber ähnliche Ausgestaltung. — Bei *Arca lactea* ist der Wulst weniger umfangreich, und die Falten sind mehr in die Längsrichtung eingestellt (Fig. 34 und 35). — Bei *Arca tetragona* kommt ein Wulst nicht zur Ausbildung. Die Falten stehen annähernd in der Längsrichtung des Fußes. Sie bilden dünne, parallel nebeneinander liegende Blätter. Die mittlste Falte ist die größte und älteste, seitlich werden sie niedriger und kürzer (Fig. 6 und 36).

Muskulatur (Fig. 1): Der Fuß besitzt bei allen von mir untersuchten Arciden 2 Paar symmetrisch gelegener Muskeln, die als Retractores pedis anteriores und Retractores pedis posteriores zu bezeichnen sind (Fig. 1 r. a und r. p). Die hintern Retractoren sind sehr breit, inserieren sich vor dem hintern Adductor und ziehen schief nach unten und vorn, wobei sie zu einer einheitlichen Masse zusammentreten, in welche im wesentlichen die Byssushöhle eingesenkt ist. Fasern dieser Muskeln dringen in den Byssuswulst und dessen Falten ein. Die vordern Retractoren sind viel weniger starke Bündel, die sich hinter dem schwächern, vordern Adductor an die Schale ansetzen und nach hinten und unten gegen die Vorderwand der Byssushöhle ziehen. Dort vermischen sich ihre Fasern mit denen der hintern Retractoren und dringen zahlreich in die vordersten, an die Vorderwand der Höhle sich ansetzenden Falten des Wulstes ein (Fig. 28). Ein Teil der Fasern biegt nach vorn und durchzieht den vordern, rinentragenden Teil des Fußes. — Beide Retractorenpaare spielen bei der Locomotion eine Rolle; bei fest-sitzender Lebensweise dienen sie als Byssusmuskeln, Retractores byssus anteriores und posteriores, indem sie das Tier am Byssus festhalten.

Ferner besitzt der ganze Fuß eine dicke muskulöse Decke

(Fig. 28), welche durch Querfaserzüge mit den beiden Retractorenpaaren verbunden ist. Außerdem sind noch in der Wand der Höhlenöffnung verlaufende Muskelfasern, die an ihrer Verengung und Erweiterung beteiligt sind, zu erwähnen.

Die von den zwischen den vordern Retractoren gelegenen Pedalganglien aus erfolgende Innervierung des Fußes und seiner Muskulatur bietet nichts besonders Erwähnenswertes.

Der Byssus (Fig. 1, 2, 3). Er ist ein massiges Gebilde von meergrüner, glänzender Farbe, das so in der Byssushöhle steckt, daß nur sein unterer, mit einer verbreiterten Haftfläche versehener Teil, mit dem er der Unterlage aufsitzt, hervorragt. Der mittlere, im Höhlenausgang steckende Teil, den A. MÜLLER als „Byssusstamm“ bezeichnete, ist seitlich zusammengedrückt, und seine vordere und hintere Kante ist ausgeschweift. Der obere, umfangreichere Teil ist trichterförmig ausgehöhlt, und seine Wände, die vorn und hinten eine Lücke aufweisen, bestehen aus zahlreichen feinen, zugespitzten Lamellen (Fig. 2 *w. l.*), welche zwischen den Falten des Byssuswulstes stecken und eine ihnen entsprechende Anordnung zeigen. Sie bilden nach A. MÜLLER die „Wurzel“ des Stammes.

Fig. A.

Arca barbata L. 8:1.

Byssus frontalgesechnitten, entsprechend den in Taf. 25, Fig. 3 angegebenen Durchschnittslinien. Die Zahlen (1—5) geben die nacheinander gebildeten Schichten an.

Gewöhnlich zeigt der Byssus Schichtung, nur in einem gewissen Falle, auf den erst später eingegangen werden soll, stellt er ein einheitliches Gebilde dar. Die Schichtung läßt sich schon ohne Präparation am hintern Teile erkennen (Fig. 2, 3); deutlicher tritt sie auf Quer- (Fig. 32, 36) und Frontalschnitten (Fig. 5 und Textfig. A) hervor. Auf letzterer erkennt man auch, daß die Schichten

vorn am dicksten sind und nach hinten allmählich an Mächtigkeit abnehmen. Bei Färbung mit Orange G-Hämatoxylin oder besser und einfacher bei Thioninbehandlung sieht man zwischen den breiten acidophilen gelbgrünen Schichten schmale basophile, mit Thionin sich intensiv rotviolett färbende Lagen (Textfig. A b. S). Die acidophilen Schichten zeigen feinfasrige Struktur.

Der Byssus von *Arca noae* ist größer, der von *A. lactea* kleiner, aber sonst von übereinstimmendem Bau. — Der Byssus von *A. tetragona* zeigt entsprechend der abweichenden Anordnung der Höhlenfalten auch einen andern Verlauf der Wurzellamellen (Fig. 6).

Drüsen. 1. Bei allen Arciden ist die äußere Oberfläche des Fußes reichlich mit Mucindrüsen ausgestattet. Sie finden sich auf der ganzen Ventralseite, in dichter Lage an den Stellen, welche bei der Locomotion einer Berührung mit dem Boden ausgesetzt sind. In den Seitenwänden (Fig. 30, 31, 33) nehmen sie nach oben mehr und mehr ab. Sie münden auch auf den Seitenwänden des äußern Teils der Rinne aus; bei *Arca barbata* erscheinen letztere stets blasser, geringer basophil als die andern. — Vorn umgeben die Mucindrüsen mehrschichtig den Trichter (*J. Dr.*, Fig. 27, 34, 35); THIELE hat diese Trichterdrüsen als „vordere Fußdrüse“ unterschieden; doch kann ich zwischen den Trichterdrüsen und den übrigen Mucindrüsen einen Unterschied, wie ihn THIELE für *A. noae* angibt, nicht feststellen. Stets fand ich einen übereinstimmenden Bau.

Hier soll nebenbei noch erwähnt sein, daß bei *A. barbata* und *A. tetragona* zwischen den peripheren Mucindrüsen in geringerer Zahl andere subepitheliale drüsenartige Zellen vorkommen, die zwischen den Epithelzellen ausmünden und einen homogenen, acidophilen, mit Eisenhämatoxylin sich schwärenden Inhalt führen.

2. Hinter der Trichterdrüse beginnt ein mächtiger Drüsenkomplex aufzutreten, der den vor der Höhle gelegenen Fußteil fast vollständig einnimmt (Fig. 27, 34) und mit dem Beginn der Höhle sich in zwei Haufen teilt, die in ihren Seitenwänden verlaufen, wobei sie gegen das Ende der Höhle mehr und mehr an Umfang abnehmen (Fig. 28, 34, 35). Es sei hier schon angedeutet, daß diese Drüsen die Hauptmenge des den Byssus bildenden Secrets liefern und deshalb ihre Topographie und der Ort ihrer Ausmündung für das Verständnis der Byssusbildung von Wichtigkeit ist. Die in der Höhlenwand liegenden Drüsenzellen münden teilweise in die äußern, von den Falten mit der Höhlenwand gebildeten Winkel der Fächer (*a. Wi.*,

Fig. 28) ein, teilweise münden sie unter der Ansatzstelle der Falten auf der freien Innenfläche der Höhle aus, die an letztern Stellen dann stets fein gefältelt erscheint (Fig. 31, 36 u. 20). Die in der Umgebung der Fußrinne liegenden Drüsen münden in den innern Teil der Rinne aus und dort, wo sie an die Vorderwand der Höhle angrenzen, auch in diese ein (Fig. 30, 27 u. 34).

Die einzelnen Drüsenzellen (Fig. 20) sind groß, birnförmig und haben einen sehr langen Hals. Ausführgänge von 1 mm Länge sind nicht selten. Ihr Kern ist groß, kuglig und mit auffallend großem Nucleolus und sonst nur wenigen peripher liegenden Chromatinkörnchen versehen. Der Inhalt ist sehr grobkörnig; die Granula sind rundlich und von ungleicher Größe, meist $3\ \mu$, doch bis $5\ \mu$ im Durchmesser betragend. In reifem Zustande sind sie rein acidophil. Im Ausführungsgang liegen sie meist in einer Reihe hintereinander und lassen sich darin bis auf die Oberfläche des Epithels verfolgen. Die Zellen platzen bei der Entleerung nicht auf, wie von BOURNE (1906, 1907) für die Byssusdrüsen von *Jousseaumiella* und *Aenigma* angegeben wird. — Zuweilen erweisen sich die Granula aus kleinern Körnchen zusammengesetzt (Fig. 29).

Nach der Secretion zeigen die Drüsen einen feinen, krümligen Inhalt, der sich schwach basophil verhält; der Kern ist geschrumpft. Bei der Neubildung von Granula treten im Plasma kleine Körnchen auf, die an Größe zunehmen und zunächst noch nicht rein acidophil sind wie die reifen. In diesem Zustande zeigt der Kern wieder kuglige Gestalt. Auf weitere Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden.

Diese Drüsen sollen als acidophile Rinnen- und Höhlendrüsen bezeichnet werden. Sie finden sich in ganz ähnlicher Verbreitung bei *A. noae*, *A. lactea* und *A. tetragona*, also in großer Menge vor der Höhle, in die Rinne einmündend und ferner in der Seitenwand der Höhle, nur in die vordern Winkel der Fächer ausmündend (Fig. 33—36).

3. Hieran lassen sich am besten die in den Falten des Byssuswulstes gelegenen Drüsenzellen, die ich als Faltendrüsen bezeichnen will, anschließen (Fig. 27, 28 a. F.). Sie führen in secretreifem Zustande kleine, glänzende, vollkommen orangeophile Körnchen (Fig. 19 a. F.). Diesem Verhalten begegnet man aber nicht häufig und nur bei Tieren, die eben zu secernieren im Begriffe stehen. In der Regel sind sie bei Anwendung von Orange G-Hämatoxylin bräunlich gefärbt, nehmen also neben basischen auch saure Farbstoffe auf. Von den acidophilen

Höhlendrüsen unterscheiden sie sich leicht durch geringere Größe und den Kern, der nur einen kleinen Nucleolus enthält, vor allem aber durch den feinkörnigen Inhalt (vgl. Fig. 19 mit 20). Sie finden sich nur in den Falten, am zahlreichsten in den untern Enden derselben. Dort läßt sich auch der Austritt ihres Secrets zwischen den Epithelzellen leicht beobachten. — Ähnliche Drüsen finden sich auch bei den andern Arciden.

4. Im Byssuswulst fallen bei Doppelfärbung Orange G-Hämatoxylin durch ihren tiefblauen Inhalt zahlreiche Drüsenzellen auf, die als basophile Höhlendrüsen bezeichnet werden sollen (*b. H*, Fig. 27, 28, 33–36). Sie münden bei *A. barbata* nur in die innern Winkel der Fächer ein, welche die Falten mit dem Byssuswulst bilden (Fig. 28 *i. Wi*). In ihrem Bau stimmen sie mit den peripheren Mucindrüsen überein: sie sind birnförmig und mit einem kleinen Kern, der sehr chromatinreich ist, versehen. Ihr Inhalt besteht aus rundlichen Granula, die Hämatoxylin stark bläuen und mit Thionin eine dunkelrotviolette Färbung geben. Gewöhnlich erscheint der Inhalt klumpig oder schleimig, aber auf dünnen Schnitten und mit Thionin treten die Granula deutlich hervor. Nach dem Austritt aus den Zellen zeigt das Secret homogene Beschaffenheit.

Die basophilen Höhlendrüsen finden sich auch bei *A. noae* nur im Byssuswulst; bei *A. lactea* (Fig. 34, 35) dagegen dringen sie auch in den obern Teil der Falten ein und münden zwischen den Faltendrüsen auf der Oberfläche derselben aus. — Bei *A. tetragona* liegen sie hauptsächlich im obern hintern Teile der Höhle und dringen nicht in die Falten ein.

5. Unterhalb der acidophilen Höhlendrüsen finden sich, in der Seitenwand der Höhle liegend und auf ihrer innern Oberfläche ausmündend, kleine Drüsenzellen, die einen feinkörnigen Inhalt führen, der meist schwach basophil erscheint, aber keine deutliche Schleimfärbung zeigt (*b. Dr*, Fig. 27, 31, 33, 36). Zellen mit acidophilen Körnchen können dazwischen liegen. Sie kommen für die Byssusbildung nicht in Betracht und brauchen daher nicht näher beschrieben zu werden. Sie entsprechen den „kleinen viskösen Drüsen der Byssushöhle“ von THIELE.

Historisches: R. WAGNER (1835), A. MÜLLER (1837) und LEYDIG (1854, 1857) fanden noch keine Drüsen. Zuerst hat sie wohl BARROIS (1879) bei *A. barbata* und *A. tetragona* beobachtet, dann CARRIÈRE (1882) bei *A. noae*. Letzterer sah in der Umgebung der im Vorderende des Fußes gelegenen „Längsspalte“ rundliche Drüsenzellen, die er in seiner

fig. 3, tab. 5 als „Spinndrüse“ bezeichnet. Später, wenn der Spalt tiefer wird, „tritt eine zweite Drüse auf, welche aus langgestreckten kolbenförmigen Zellen gebildet zu sein scheint“ und sich bis auf die Höhlenwand fortsetzt. Nach der Abbildung zu schließen, hat er die Trichterdrüse als „Spinndrüse“ angesehen. — BARROIS findet bei *A. tetragona* nur eine Art von Rinnendrüsen („glandes du sillon“), die sich mit Hämatoxylin violett färben sollen. In die Höhle ausmündend beschreibt er nur in den Falten liegende, kleine, granuliert Drüsenzellen. Bei *A. barbata* konnte er die Rinnendrüsen bis in die Höhle verfolgen. — BOUTAN (1895) hält bei *A. tetragona* die Faltendrüsen für die eigentliche „glande byssogène“. Nebenbei erwähnt er nur noch längs der Rinne gelegene Mucindrüsen. — THIELE (1897 und schon 1892) hat für *A. noae* mehrere (7) Drüsengruppen angegeben, die er nach ihrer Lage und nach ihrer Färbbarkeit (muköse und visköse Drüsen) unterscheidet und die im wesentlichen mit den von mir beschriebenen Drüsengruppen übereinstimmen.

Epithelverhältnisse. Die Fußoberfläche trägt gewöhnliches Flimmerepithel, das von dem darunterliegenden Bindegewebe nicht immer deutlich durch eine Basalmembran abgegrenzt ist. Auch die ganze innere Oberfläche des Byssusapparats: die Rinne, die Höhle und ihre Fächer, ist mit Wimperepithel ausgekleidet. Die Wimpern fehlen nirgends. Sie sind ständig in lebhafter Bewegung, wovon man sich auf Schnitten durch lebendes Material leicht überzeugen kann. Mit Hilfe von Karminpulver läßt sich feststellen, daß der durch den Wimperschlag erzeugte Wasserstrom gegen den Ausgang der Höhle gerichtet ist.

Das Epithel zeigt verschiedene Beschaffenheit. Zunächst sei auf die eigenartige Umbildung hingewiesen, welche es an allen den Stellen erfährt, an welchen die grobkörnigen acidophilen Rinnen- und Höhlendrüsen ausmünden, also im innern Teile der Rinne, auf der Vorderwand und auf den Seitenwänden der Höhle und in den äußern Winkeln der Fächer. Hier sind die Zellen höher (20 μ) und schmaler und durch weitere Intercellularen, durch welche die Drüsengranula austreten, voneinander getrennt. Ihre Wimpern sind länger (10—12 μ) und erscheinen kräftiger. Sie erheben sich von einem einfachen Saum deutlich sichtbarer Basalkörperchen. Das Zellplasma zeigt längsfasrige Beschaffenheit.

Ein anderes Aussehen zeigt das Epithel der Falten; es ist nicht überall gleichartig ausgebildet. Auf der Fläche der Falten ist es sehr niedrig, oft nur 2 μ hoch. Die einzelnen Zellen weisen bei Flächenansicht polygonale Umrisse auf (Fig. 4). Ihr Kern ist kuglig. Die Wimpern sind kurz und fehlen auf keiner Zelle. Gegen den untern freien Rand der Falten (Fig. 19) werden die

Epithelzellen schmaler und höher (20—30 μ) und zeigen Keilform. Der Kern wird länglich. Im Plasma finden sich unregelmäßige Granulationen.

Das Epithel, im besondern auch das der Falten, liefert im Gegensatz zu den Angaben früherer Beobachter kein Material zur Bildung des Byssus! Schon sein Charakter als Wimperepithel scheint mir dagegen zu sprechen; es ist mir kein Fall bekannt geworden, daß Wimperzellen gleichzeitig zu secernieren vermögen. Auch das Plasma deutet nicht auf secernierende Tätigkeit; häufig ist es längsfaserig strukturiert, nur in den Faltenenden schließt es Granulationen ein, deren Austritt ich aber nie beobachten konnte. Auf Schnitten durch Tiere, die konserviert wurden, als die Secretion des Byssus eben in vollem Gange war, sieht man überall zwischen den Epithelzellen der untern Faltenenden austretend und auf der Oberfläche derselben liegend nur Granula, die bei Färbung mit T.-Tr. stets leuchtend rot erscheinen wie die Granula der acidophilen Falten- und Höhlendrüsen, während die Granulationen in den Epithelzellen bei gelungener Färbung grün erscheinen (Fig. 19).

Wieder eine andere Beschaffenheit zeigt das Epithel der innern, erweiterten Winkel der Fächer, in welche die basophilen Höhlendrüsen einmünden (*i. Wi*, Fig. 28). Hier tragen die Zellen längere und feinere Flimmern, die leicht hin und her geschwungen sind und die nicht in solch pinselförmige Gruppen zusammengedrückt sind wie in den äußern Winkeln. Häufig sind sie durch das austretende basophile Secret verklebt und nicht leicht zu sehen. Sie sitzen feinen Basalkörperchen auf, die sich mit HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin-Methode scharf darstellen lassen. Es handelt sich auch hier niemals um fädiges Secret. — Bei den übrigen *Arca*-Arten habe ich ebenfalls eine vollständige Bewimperung und ähnliche Modifikationen des Epithels beobachtet.

CARRIÈRE fand bei *A. noae*, BARROIS bei *A. barbata* und *A. tetragona* keine Flimmern. BOUTAN sah bei *A. tetragona* „une striation très nette qu'on serait tenté de prendre, au premier abord, pour des cils vibratils, en réalité ce ne sont que des petits bâtonnets de matière sécrétée, absolument immobiles“. Auch THIELE „nimmt eine fädige Schicht wahr, ähnlich einem Cilienbesatz“, ist aber „der Ansicht, dass es sich um eine fadenförmige Anordnung der aus den Zellen tretenden Byssussubstanz handelt“.

Bildung des Byssus: Das Epithel des Byssusapparats liefert also keinerlei Material zur Bildung des Byssus. Der Byssus ist

ein Drüsenprodukt, und zwar nehmen an seinem Aufbau die Secrete verschiedener Drüsen Anteil. Von diesen sind weitaus am wichtigsten die acidophilen Rinnen- und Höhlendrüsen, und ihrer mächtigen Entfaltung entspricht der massige Byssus. Ferner beteiligen sich die acidophilen Faltendrüsen und die basophilen Höhlendrüsen.

In der Regel bildet der Byssus kein einheitliches, durch einmalige Secretion zustande gekommenes Gebilde, sondern er ist aus Schichten aufgebaut, von denen jede einer besondern Secretion entspricht. Die zwischen den breiten Schichten befindlichen dünnen Lagen schleimigen Secrets wurden in den Pausen zwischen zwei aufeinanderfolgenden Secretionen abgeschieden (Fig. 32).

Nur der bei der ersten Secretion gebildete Byssus ist ungeschichtet; er besteht aus einem Guß. Bei seiner Bildung, die sich nach dem Entfernen eines alten Byssus mit einiger Geduld abwarten läßt, wird der Fuß der Glaswand des Aquariums dicht angelegt; die Rinne ist dabei geschlossen, die Höhle spaltförmig geöffnet. Durch das Anlegen der Fußränder an die Glaswand wird die Höhle zu einem vollständig abgeschlossenen Raum, in welchen das Secret ergossen wird und den es vollständig ausfüllt. Man sieht es hervortreten und sich zur Haftfläche des Byssus ausbreiten. Das weiche Secret nimmt also einfach die Form des ihm zur Verfügung stehenden Hohlraumes an, und da sich dieselbe mit der Haltung des Fußes im einzelnen Falle ändert, so zeigt auch der Byssus verschiedene Gestalt, wofür ich in Fig. 2 und 3 Beispiele gebe.

Hebt man eine *Arca* kurz nach dem Austritt des Secrets ab, so bleibt ein Teil des noch nicht verfestigten Secrets an der Glaswand, der andere in der Höhle zurück, und auf Schnitten durch diese läßt sich dann die Ausfüllungsweise der Faltenzwischenräume feststellen. Wartet man aber, bis das Tier seinen Fuß von selbst wieder in den Schalenraum zurückzieht, so hat der Byssus schon so viel Konsistenz erreicht, daß er das Gewicht des Tieres zu tragen vermag. Die Verfestigung ist zwar keine momentane, geht aber doch in kurzer Zeit vor sich und beschränkt sich nicht bloß auf die Oberfläche, sondern ist eine vollständige. Da bei ihr das Seewasser mitwirkt, erfolgt sie von außen nach innen. Ein solch einfacher Byssus steckt in der Höhle der in Fig. 33 abgebildeten *Arca lactea*. Er besteht nur aus acidophilem Secret, doch zeigt dieses oberflächlich eine andere Struktur und Färbbarkeit. Diese Verschiedenheit läßt sich stets an allen Byssusschichten (Fig. 32, 36, 5) beobachten

und sie beruht darauf, daß der mit dem Seewasser direkt in Berührung stehende Teil des Secrets stärker verändert wird als der innere. — Das frische Secret sieht zunächst gelblich-weiß aus; bald wird es braun, und allmählich nimmt es die dem Arcabyssus eigene meergrüne Färbung an.

Um das Zusammenströmen des den Byssus bildenden Secrets zu beobachten, sind Frontalschnitte (Fig. 27, 28 und für *Arca lactea* Fig. 34, 35) geeigneter als Querschnitte (Fig. 30, 31, 33 und für *Arca tetragona* Fig. 36). Es erfolgt bei allen Arciden im wesentlichen ganz ähnlich. Die in den Seitenwänden der Höhle gelegenen acidophilen Drüsen sieht man ihr grobkörniges Secret von außen her in die Winkel der Fächer der Byssushöhle und auch in den untern Teil der Höhle, je nach dem Ort ihrer Ausmündung, ergießen. Die sehr zahlreichen, vor der Höhle gelegenen Rinnendrüsen ergießen ihr Secret durch Vermittlung der Rinne in den vor und unter den Byssuswulst gelegenen Raum. Das feinkörnige Secret der Falendrüsen mischt sich dem grobkörnigen bei und verquillt mit diesem zu einer faserig strukturierten Masse. In nicht ganz verfestigtem Byssus findet man zahlreiche unverquollene Granula zwischen lockern, durch Verfließen von Granula entstandenen Faserzügen (Fig. 19). Im fertigen Byssus lassen sich aber keine Granula mehr nachweisen. — Das Secret der basophilen Höhlendrüsen mischt sich dem acidophilen nicht bei, sondern umgibt bloß nach eingetretener Verfestigung die in den Falten steckenden Byssuslamellen und den hintern, obern, äußern Teil des Byssus.

Bis zu einer erneuten Secretion, durch welche der Byssus eine Verstärkung erfährt, steht es meist längere Zeit an. Bei ihr wird dann das Secret der acidophilen Rinnen-Höhlendrüsen dem vorhandenen Byssus aufgelagert und, da diese Drüsen am zahlreichsten vor der Höhle liegen, der vordern Kante des Byssus am dicksten aufgeschichtet, während gegen die hintere Kante die Secretschicht, wie die Menge der sie produzierenden Drüsen, an Mächtigkeit abnimmt und diese Kante nicht mehr erreicht (Fig. 2, 3, 5 und Textfig. A). Diese den ersten Byssus umgebende Schicht erhält dann in der folgenden Pause wieder einen teilweisen Überzug von basophilem Secret, und so folgen sich, wie auf jedem Frontalschnitt ersichtlich ist, die verschiedenen Schichten aufeinander (Fig. 32, 36 u. a.). — Die Falendrüsen haben nur eine untergeordnete Bedeutung. Gering an Zahl und Größe vermögen sie nur wenig Material zu liefern. Infolge ihrer Lagerung vor allem in den Enden der Falten wird ihr

Secret dem ersten Byssus eingelagert. Es läßt sich auf Querschnitten (*F. S.*, Fig. 32) leicht erkennen und zeigt Wechsellagerung mit basophilem Secret, wird also auch periodisch abgesondert.

Mit der Bildung des *Arca*-Byssus hat sich nur BOUTAN (1895) eingehender beschäftigt; er ist aber, da er sich über die Lagerung und Bedeutung der byssusbildenden Elemente nicht klar geworden ist, zu sonderbaren Anschauungen gekommen: Bei jungen Exemplaren soll die Bildung eine andere sein als bei erwachsenen, indem das von den Faltdrüsen — nur sie allein berücksichtigt er bei der Bildung des Byssus! — in die Höhle ergossene Secret nur auf dem mit dem Wasser in Berührung kommenden Teil der Oberfläche erhärtet, während der innere weich bleiben soll. Bei einer folgenden Secretion soll dann das neue Secret durch diesen mittlern, weich gebliebenen Teil hindurchfiltern oder hindurchgepreßt werden können. Doch: „Plus tard, le byssus se solidifie, la matière gluante ne peut plus cheminer dans son intérieur . . . Le sillon . . . qui, jusque-là, n'avait joué qu'un rôle effacé (!), intervient d'une façon plus importante“. Das Secret soll nun nämlich aus der Höhle in die Rinne fließen, „qui la recueille, la protège contre l'action de l'eau et la dirige . . . La matière sécrétée glisse ainsi à l'abri de l'eau jusqu'à la surface du corps étranger“. In einer Fußnote fügt er dann (p. 326) noch hinzu: „Pour simplifier cet exposé, nous avons, à dessin, négligé d'indiquer la structure du sillon. En réalité, il contient, lui aussi, un grand nombre de glandes à mucus (?) dont la sécrétion joue un rôle accessoire dans la consolidation du byssus“. (!)

Über die Ablösung und Neubildung des abgeschnittenen Byssus. Ferner hat BOUTAN durch Experimente an *A. tetragona* zu zeigen versucht, daß erwachsene Exemplare, wenn abgeschnitten, ihren Byssus notwendig aus der Höhle entfernen müssen, um sich von neuem anheften zu können und zwar deshalb, weil bei ihnen der ganze Byssus verfestigt ist und dem Secret der Faltdrüsen den Ausgang versperrt; dagegen sollen sich junge Tiere — wie jung diese sein müssen, gibt er leider nicht an — mit ihrem alten, künstlich von der Unterfläche abgelösten oder auf halber Höhe abgeschnittenen Byssus, ohne diesen vorher abzustoßen, wieder festheften können, da bei ihnen im Innern des Byssus das Secret entweder flüssig oder doch wenigstens plastisch bleibe, so daß das frische, zur Neuanheftung notwendige Secret zwischen den Schichten des alten Byssus hindurchdringen könne. — Schon im Vorhergehenden habe ich gezeigt, welch irrige Anschauung BOUTAN über die byssusbildenden Drüsen und den Vorgang der Byssusbildung bei erwachsenen *Arca tetragona* hatte, und trotzdem ich nur Erfahrungen über ältere *Arca tetragona* und über junge (von 0,8 cm Länge an) und

erwachsene *Arca noae* und *A. barbata* habe, glaube ich doch auch diese Angaben bezweifeln zu dürfen. Alle diese, auch die jungen Exemplare, zeigen in der Byssusbildung nicht den geringsten Unterschied. Ferner ist ein frischer Byssus schon nach kurzer Zeit und stets vor einer wiederholten Secretion vollständig verfestigt, und ich kann nicht einsehen, warum nur bei jungen *Arca tetragona* das Secret zwischen den Schichten und sogar bei Berührung mit Seewasser nach dem Abschneiden flüssig oder plastisch bleiben sollte! Vor allem aber ist zu berücksichtigen, daß, wie bei *A. barbata*, so auch bei *A. tetragona* die den Byssus fast ausschließlich bildenden acidophilen Drüsen in der Seitenwandung und besonders vor der Höhle liegen, ihr Secret dem vorhandenen Byssus also von außen aufgelagert wird und daß nur die in den Falten gelegenen Drüsen und die basophilen Höhlendrüsen ihr relativ spärliches Secret in den ausgehöhlten obern Teil des vorhandenen Byssus ergießen. — Außerdem zeigten mir zahlreiche Versuche, daß erwachsene und junge Arciden, wenn festsitzend, vor jeder Ortsveränderung, und, wenn künstlich abgelöst oder abgeschnitten, vor jeder Neuanheftung ausnahmslos den alten Byssus entfernten. Er wird bei einer Neuanheftung nie beibehalten, trotzdem dies theoretisch nicht ausgeschlossen ist und dieser Fall bei andern Byssiferen eintreten kann (*Pecten*, *Mytilus* u. a.).

Biologisches. Die gewöhnliche Lebensweise der Arciden ist die festsitzende. Dies beweisen die mit dem Netz vom Grund des Meeres heraufgeholtene Tiere, welche Gesteinsfragmenten u. a. Dingen aufsitzen oder, wenn losgerissen, doch einen Byssus in ihrer Fußhöhle stecken haben. Daß die Tiere unter natürlichen Verhältnissen selten den Platz vertauschen, läßt sich aus ihrem Byssus erschließen, der stets aus zahlreichen Schichten aufgebaut gefunden wird, während es im Aquarium lange Zeit ansteht, bis eine *Arca* ihrem einfachen Byssus auch nur eine Schicht auflagert. Ohne Byssus würden sie auch dem Spiel der Wogen, das sie lieben, wie ihre Fundplätze andeuten, zu leicht preisgegeben sein.

Arca ist aber auch der Ortsveränderung fähig. Dies zeigen die gedredgten Tiere nach ihrem Verbringen ins Aquarium. Nach kurzer Zeit schon entledigen sie sich ihres Byssus und begeben sich, gezwungen wohl von der Ungunst der neuen Lebensverhältnisse, auf die Wanderschaft. Die Geschwindigkeit bei der Fortbewegung, die nach der auf S. 472 beschriebenen Weise erfolgt, ist keine geringe: eine *Arca barbata* von $2\frac{1}{2}$ cm Länge legte in

20 Minuten fast 40 cm zurück. Mit wenigen Ausnahmen bewegen sich die Tiere an der Glaswand des Aquariums empor, um sich nahe der Grenze zwischen Luft und Wasser festzusetzen. Häufig wird der neue Platz gewechselt, meist über Nacht oder allgemein bei Verdunklung. Der an der Glaswand angeheftete Byssus wird dabei zurückgelassen.

Arca ist also nicht dauernd an ihren Byssus gefesselt, sondern sie vermag sich von ihm zu befreien. Über die Art und Weise, wie dies geschieht, finden sich nur bei SLUTER (1892) über *Barbatia helblingia* Angaben, mit denen aber meine an *A. barbata*, *A. lactea*, *A. noae* und *A. tetragona* gemachten Beobachtungen nicht übereinstimmen. SLUTER glaubt (p. 176—177), daß die Tiere sich dabei an die Glaswand anstemmen und „durch kräftige Muskelkontraktion willkürlich von dem Byssus losreißen“; doch „geht das Loslösen des Tieres vom Byssus nicht plötzlich, sondern allmählig, so daß wahrscheinlich . . . Faden für Faden abreißt“, und auf Querschnitten durch den Fuß hat er „noch überall . . . die abgebrochenen Fetzen zu finden“ vermocht. — Bei den von mir bei der Ablösung ihres Byssus beobachteten Arciden war von einem Anstemmen an die Glaswand nichts wahrzunehmen, und dagegen sprechen auch alle Tiere, welche mit dem Byssus künstlich von ihrer Unterlage abgetrennt wurden, denen also die Möglichkeit, sich anzustemmen, abgeschnitten war und die trotzdem den Byssus entfernen konnten. Selbst in der Rückenlage befindliche Exemplare vermochten den Byssus aus der Höhle herauszuschaffen. Der abgelöste Byssus erscheint vollkommen intakt, jede Spur irgendeiner Zerreißung oder Verletzung fehlt, und mehrere zu Schnittserien benutzte Tiere, die soeben ihren Byssus abgelöst hatten, zeigten keine Byssusreste in der Höhle. Auch das Epithel der Höhle wird dabei nicht alteriert. In wenigen Fällen konnte ich als einzige Veränderung in den Byssusfächern eine reichlichere Secretion der basophilen Höhlendrüsen konstatieren. Äußerlich läßt sich nur beobachten, daß die Höhle während der Ablösung weiter als sonst geöffnet ist.

Um die zur Ablösung notwendigen Veränderungen zu verstehen, muß zunächst auf die Befestigung des Byssus in der Höhle eingegangen werden. Daß der Byssus den Tieren einen außerordentlich festen Halt gewährt, darauf ist schon des öfteren hingewiesen worden, ohne daß jedoch bis jetzt eine genügende Erklärung beigebracht worden wäre. Die von A. MÜLLER hierfür angenommene „Verbindungsmaterie“ konnte ich nach seiner Beschreibung nicht auf-

finden, und das Secret der basophilen Höhlendrüsen, welches bei anderen Byssiferen demselben entspricht, dient jedenfalls nicht hierzu. — THIELE (1892) schreibt: „Es scheint mir sehr beachtenswert, was REICHEL (bei *Dreissensia*) geäußert hat, daß die Secretionstheorie die Befestigung des Byssusstammes in der Höhle nicht erklären könne“, und: „Vor allem aber ist dieses zu berücksichtigen: Liegen hier (beim Höhlenepithel) Wimpern vor, so könnte der Byssus nicht an ihnen haften und offenbar hat doch die Vergrößerung der Oberfläche den Zweck, ein Festhaften des Byssus am Fuße zu bewirken, daher müssen die Epithelzellen an dieser Stelle jedenfalls einen, wenn auch nur kleinen Teil der Byssusmasse erzeugen, der sich von ihnen nicht trennt, wie es beim Drüsensecret der Fall ist, der vielmehr wie eine Cuticularbildung mit ihnen in festem Zusammenhang bleibt.“ SLUITER (1892) scheint dem Byssussecret ebenfalls einen Anteil an der Befestigung zuzuschreiben, indem nach dem Ablösen des Byssus „die feinen Byssusfäden (?), welche aus den Abfuhrkanälen der Byssusdrüsenzellen zwischen den Epithelzellen hervortreten als abgebrochene Fetzen zu finden waren“. Außerdem wirken nach ihm die Schalen unterstützend, indem sie den Byssus festklemmen sollen.

Nach meinen Untersuchungen besteht nun eine Verbindung zwischen Höhlenwand und Byssus nicht; das Epithel trägt stets und überall bewegliche Wimpern; cuticulare Bildungen sind nicht vorhanden, und Muskelfasern treten zwischen den Epithelzellen nie hindurch. Die Befestigung ist also in andern Einrichtungen zu suchen. Schon früher habe ich darauf hingewiesen, daß sowohl die Höhle als auch der Byssus im obern Teil breiter und länger ist als der Höhlenausgang und der dort befindliche Teil des Byssus. Der Byssus hängt dadurch in der Höhle. Die Trichterform derselben wird durch die in ihrer Wand verlaufenden Muskelfasern noch unterstützt. Außerdem spielt der Byssuswulst und die von ihm ausgehenden Falten eine Rolle, indem sie von einem reichen Lacunensystem durchsetzt sind und dadurch stark angeschwellt werden können. Bei der Schwellung werden die zwischen den Falten steckenden Byssuswurzellamellen eingeklemmt. Eine ähnliche, noch kräftigere Wirkung übt die Kontraktion der Byssusmuskeln aus, welche schon bei leichter Reizung der Tiere gleichzeitig mit dem Schalenverschluß erfolgt. Der Byssuswulst wird zurückgezogen, sein Umfang schwillt dabei an, womit ebenfalls ein Festklemmen des Byssus erfolgt. Dies läßt sich an unbetäubt konservierten Tieren stets beobachten.

Mit der Form der Höhle und des Byssus hängt es zusammen, daß nur an ihrem Byssus aufgehängte, betäubte und abgestorbene, aber noch nicht in Zersetzung übergegangene Tiere nicht abfallen, während ihnen der Byssus leicht ausgezogen werden kann. Der Schwellfähigkeit und vor allem der Wirkung der Muskulatur ist es zuzuschreiben, daß lebenden, unbetäubten Tieren der Byssus ohne starke Verletzung nicht ausgerissen werden kann, sobald sie nicht überrascht wurden. Überraschte Tiere lassen sich jedoch von ihrem Byssus wegziehen.

Fig. B.
Arca noae L.

Ich verfuhr dabei so, daß ich um fest-sitzende Tiere eine Schlinge legte (Textfig. B) und dann abwartete, bis die Schalen weit geöffnet waren. Dann konnte ich mit einem plötzlich einsetzenden Ruck das Tier vom Byssus wegziehen. Der Versuch mißlingt stets, sobald das Tier nur wenig beunruhigt worden ist und Zeit gefunden hat, die Byssusmuskeln zu kontrahieren.

Was die von SLUITER angenommene Mitwirkung der geschlossenen Schalen anbetrifft, so lege ich ihr nur geringen Wert bei, denn es läßt sich leicht zeigen, daß der Byssus bei aufgehobener Schalenwirkung ebenso fest sitzt. Außerdem besitzen die Schalen gerade an den Stellen, an welchen der Byssus austritt, einen Ausschnitt. Von einem kräftig entwickelten Byssus wird er zwar ausgefüllt, sobald aber das Tier den alten Byssus ablöst und einen neuen bildet, ist für diesen die Öffnung lange zu groß und kann derselbe einem Einfluß der Schalen nicht unterliegen.

Die Ablösung des Byssus beruht somit im wesentlichen auf einer Formveränderung, einer Erweiterung der Höhle durch Muskeln. Dabei kann eine Schleimabsonderung (Gleitmittel) und die Wimperbewegung fördernd mithelfen.

II. *Pectinidae*.

Von den mir zur Verfügung stehenden Pecten-Arten: *P. glaber* CHEMN., *P. jacobaeus* LAM., *P. opercularis* LAM. und *P. varius* LAM. besitzt letztere Art das am besten ausgebildete Byssusorgan. Auf ähnlicher Höhe steht das Byssusorgan von *P. opercularis* LAM. Nur A. MÜLLER (1837) hat für *P. varius* eine kurze Beschreibung ge-

geben. CARRIÈRE (1882) machte Angaben über eine nicht näher bestimmte *Pecten*-Art von den Philippinen und über *P. jacobaeus*. BARROIS (1885) beschrieb *P. maximus* L. und CATTIE (1886) *P. islandicus* MÜLLER und *P. groenlandicus* Sow. Die folgenden Untersuchungen beziehen sich zunächst nur auf

Pecten varius LAM.

Wie alle Pectiniden ist er eine asymmetrisch gewordene Muschel. Die Asymmetrie drückt sich besonders stark im Verhalten des Byssusapparats aus (Fig. 7).

Der vordere Teil des Fußes, der sehr leicht beweglich ist, kann zwischen den beiden ungleichen Schalenklappen hervorgestreckt werden durch einen Ausschnitt, der sich unter dem vordern Ohr der rechten Schale befindet und dessen unterer Rand, vielleicht zum Schutz gegen Eindringlinge, mit einer Reihe kleiner Zähnnchen besetzt ist. Hier treten auch die Byssusfäden aus. Der Ausschnitt erlaubt bei ausgestrecktem Fuß einen plötzlichen Verschluß der Schalen ohne Abquetschung des Fußes; außerdem spielt er beim Schwimmen eine Rolle (S. 495). Der Fuß ist fingerförmig und wird derart zwischen den Schalen hervorgestreckt, daß seine die Rinne tragende Seite der rechten Schalenhälfte zugekehrt ist. Wird die Rinnenseite, wie es bei symmetrischen Muscheln, mit Ausnahme von *Lima*, der Fall ist, als Ventralseite betrachtet, so muß eine Drehung des Fußes nach rechts um etwa 90° angenommen werden. Diese Drehung steht mit der pleurothetischen Lage des Tieres in kausalem Zusammenhang.

Muskulatur (Fig. 7). Bei der von ANTHONY (1905) vorgeschlagenen Orientierung der Lamellibranchiaten mit dem Munde nach vorn und dem After nach hinten, liegt bei *Pecten varius* der einzige, umfangreiche, aus zwei histologisch verschiedenen Teilen bestehende Adductor über und hinter der Schalenmitte. Der Byssusapparat besitzt nur einen Muskel, der sich vor dem Adductor mit großer Haftfläche inseriert und zwar auf der linken Schale. Seiner Lage nach ist er als linker hinterer Fußretractor anzusehen. Von seiner Ansatzstelle aus zieht er nach unten und biegt dabei in die Medianebene des Körpers ein. Gleichzeitig wendet er sich leicht nach vorn. Ein linker vorderer Retractor und ebenso ein vorderer und ein hinterer rechtsseitiger Retractor fehlt und damit auch die entsprechenden Muskeleindrücke. Es findet sich zwar auf der linken Schale unter dem hintern Ohr ein Muskeleindruck, doch gehört

dieser nicht, wie in einigen Lehrbüchern (BRONN, HAYEK u. A.) angegeben wird, dem vordern linken Byssusmuskel an, sondern der Mantelrandmuskulatur. Die starke Reduktion der Muskeln hängt ohne Zweifel mit der Rechtslage des Tieres zusammen.

Nach A. MÜLLER (1837) entspricht der einfache Byssusmuskel von *P. varius* gleichzeitig dem linken und dem rechten hintern Retractor, die hier beide verschmolzen zusammenliegen sollen.

Über die Reduktion der Fußmuskeln und die damit in Verbindung stehenden asymmetrischen Verhältnisse des Nervensystems, welche auch für eine Drehung des Fußes sprechen, soll später im Zusammenhang mit andern Pectiniden berichtet werden.

Die Fußspitze weist einen Längsspalt auf (*Tr*, Fig. 7, 37), der in eine Höhle, den Trichter, führt. Derselbe ist meist mit einer schleimigen Masse, in welche allerlei Fremdkörper eingebacken sind, angefüllt. Die Wände sind gefaltet (Fig. 37). Seine Hohlraum steht mit der Byssusrinne nicht in Verbindung.

Bei *P. maximus* ist der Trichter groß, seine Wände sind aber, wie aus einer Abbildung von BARROIS ersichtlich ist, nicht gefaltet. — Der Trichter von *P. islandicus* stellt nach CATTIE eine einfache konische Höhle dar, die sehr deutlich von dem mittlern Fußteil getrennt ist. Bei *P. groenlandicus* beschreibt er an ihrer Stelle nur eine wenig tiefe Furche, welche sich in den mittlern Teil fortsetzen soll. — Danach zeigt also *P. varius* in der Ausbildung des Trichters die feinste Gliederung.

Hinter dem Trichter, mit dem Beginn der Rinne verdickt sich der Fuß keulenförmig. Dieser Teil wird bei der Festheftung der Fäden auf den Fremdkörper gelegt, wobei dann die davor gelegene Fußspitze meist nach oben geknickt wird.

Die Rinne senkt sich tief in den Fuß ein und zeigt auf Querschnitten zunächst einfache Spaltform (Fig. 38), später läßt sie einen innern, weitem Teil von einem äußern, engern unterscheiden (Fig. 39). Während der Bildung eines Byssus legen sich die Wände des äußern Teiles, die durch einen mehr oder weniger deutlich ausgeprägten Vorsprung von dem innern Rinnenteile abgesetzt sind, dicht aneinander, so daß ein Abschluß der Rinne nach außen zustande kommt. Beim Eintritt in die Byssushöhle wird die Rinne tiefer und breiter, und auf ihrem Grund erheben sich Längsfalten (Fig. 40); gleichzeitig wulsten sich die Lippen der Rinne auf und schließen zusammen. Dadurch kommen zwei übereinanderliegende, miteinander in Verbindung stehende Räume zustande, ein innerer, der durch Falten gefächert wird und die eigentliche Byssushöhle darstellt

und ein äußerer, oberflächlicher, welcher den austretenden Byssus aufnimmt und ihn fest umfaßt und als Byssusscheide bezeichnet werden soll (B. S. Fig. 40). (Diese Verhältnisse werden sich bei *Pinna* noch deutlicher ausgeprägt finden.) Die Byssushöhle nimmt nach hinten rasch an Umfang zu, und die Falten, die sich zunächst frei von ihrem Grunde erhoben (Fig. 40), verschmelzen mit ihrem freien Rande mit der Höhlenwand (Fig. 41). Damit verschwindet die Byssusscheide. Die Falten und die zwischen ihnen liegenden Fächer sind sehr schmal; die obern und die untern Winkel der Fächer zeigen eine rinnenartige Erweiterung (Fig. 41, 42). Gegen den Höhlenausgang zu konvergieren die Falten; die mittelsten sind die längsten und höchsten, und ihr freier Rand verschmilzt am spätesten mit der äußern Höhlenwand. Die Zahl der Falten, welche ein Maß für die Ausbildungshöhe des Byssusapparats abzugeben vermag, ist sehr groß und schwankt zwischen 40 und 60.

Im Vergleich mit *P. varius* finden sich bei *P. maximus* nur wenige niedere und breite Falten in der Höhle und bei *P. jacobaeus* ist die Faltenbildung noch geringer. Für *P. islandicus* gibt CATTIE eine reichgefaltete Höhle an, während bei *P. groenlandicus* die Falten unregelmäßig und wenig entwickelt sein sollen.

Drüsen. 1. Die peripheren Mucindrüsen (*p. M*) nehmen nur im vordersten Teile des Fußes die ganze Oberfläche ein (Fig. 37), später beschränken sie sich mehr und mehr auf die Rinnenseite (Fig. 38 u. 39). Stets liegen sie in dem äußern Teile der Seitenwand der Rinne in größerer Menge angehäuft und ziehen bis in die Byssusscheide hinein (Fig. 40). Sie münden aber nirgends in den innern Teil der Rinne ein. Die einzelnen Zellen sind ziemlich groß, meist birnförmig; ihr Kern zeigt in der Regel ein kompaktes, klumpiges Aussehen. Der Inhalt erscheint meist maschig, gequollen, besonders bei Anwendung alkoholischer Fixierungsmittel, während er nach Sublimatfixierung körnig erscheint. Mit Thionin gibt er Schleimfärbung.

2. In der reich gefalteten Wand des Trichters liegen ebenfalls mucinhaltige Drüsen, die Trichterdrüsen (Fig. 37), die aber nicht wie bei *Arca* mit den peripheren Mucindrüsen übereinstimmen. Schon durch die Färbung fällt der Unterschied in die Augen: mit Hämatoxylin färben sie sich stets tiefer blau, mit Thionin stets dunkler violett. Außer dieser stärkern Basophilie, die ein Ausdruck für den größern Mucingehalt des in ihnen aufgespeicherten Secrets ist, bestehen auch im Bau Unterschiede. Sie sind kleiner, ihr Kern

besitzt ein größeres Kernkörperchen, und ihr Inhalt besteht immer aus gleichmäßigen, rundlichen Granula.

3. Mit dem Beginn der Rinne treten mächtige acidophile Drüsenmassen auf, die sich bis in die Höhle hinein verfolgen lassen. Den innern Teil der Rinne umgeben sie vollständig, die Höhle aber nur von oben, nie allseitig. In geringer Zahl können sie auch in den obern Teil der Falten eindringen. Im innern Teil der Rinne münden sie auf dessen ganzer Oberfläche aus, aber in der Höhle ist ihr Ausmündungsgebiet beschränkt, und es sind stets nur die obern Winkel der Fächer, denen ihre Ausführungsgänge zustreben und in die sie ihr Secret ergießen. Diese Winkel sind weiter als die Faltenzwischenräume, und das dort befindliche Epithel zeigt, wie übrigens im ganzen Ausmündungsbereich dieser acidophilen Drüsen, eine andere Beschaffenheit als dasjenige der Faltenflächen und der untern Winkel.

Je nach ihrer Lage und dem Ort ihrer Ausmündung zeigen nun diese acidophilen Rinnen-Höhlendrüsen wechselndes Aussehen.

a) Zu Beginn der Rinne finden sich nur Drüsenzellen, die einen grobkörnigen, stark lichtbrechenden Inhalt aufweisen, der sich vollständig rein orangeophil verhält (Fig. 38). Nach dem Aufhören der vordern spaltförmigen Rinne nehmen sie an Umfang ab und beschränken sich auf 2 Drüsenbänder, die, in der Seitenwand der Rinne hinziehend, sich bis in die Byssusscheide hinein verfolgen lassen und erst mit dieser verschwinden (Fig. 39, 40 *gr. a. R.*).

b) Der Grund der Rinne wird von feinkörnigern Drüsen umgeben, deren Granula weniger lichtbrechend erscheinen und sich mit Orange G-Hämatoxylin bräunlich färben, also nicht rein acidophil sind. Sie bilden die Hauptmenge der acidophilen Rinnendrüsen (*f. a. R.*, Fig. 39).

c) Noch feiner granulierte und noch mehr saure Farbstoffe aufnehmende Drüsen liegen über der Höhle zwischen Gruppen der zuvor genannten grobkörnigern (*b*) Drüsen (Fig. 40 *a. H* und Fig. 41 *f. a. II* und *gr. a. H*).

Zwischen diesen 3, durch die Größe ihrer Granula und deren verschiedene Acidität sich unterscheidenden Drüsen bestehen zwar die mannigfaltigsten Übergänge, so daß sich eine scharfe Trennung nicht durchführen läßt, auf keinen Fall aber sind sie als verschiedene Secretionsstadien nur einer Drüsenform anzusehen, wie es BARROIS versuchte; denn bei zahlreichen Exemplaren habe ich immer wieder diese verschiedenen Drüsenformen in derselben Ver-

teilung gefunden, in der Rinne die grobkörnigen stets außen, die feinkörnigen stets innen liegend, und es läßt sich nachweisen, daß nicht nur die gröbern, sondern auch die feinern Granula in die Rinne und in die Fächer austreten und sich an der Bildung des Byssus beteiligen. Ich bin der Ansicht, daß es sich um Differenzierungen einer Drüsenart handelt, die durch den Ort, an welchem sie zur Verwendung kommen und durch die ihnen dort harrenden Aufgaben hervorgerufen wurden. Ich werde später zeigen können, daß die grobkörnigen, rein orangeophilen Drüsen eine besondere Aufgabe zu erfüllen haben, im wesentlichen nämlich die, zur Anheftung des Byssus am Untergrund zu dienen. — Ein charakteristisches Merkmal für alle diese acidophilen Drüsen ist das auffallend große Kernkörperchen ihres kugligen Kerns.

4. Auch in der untern Höhlenwand liegen Drüsenzellen, die basophilen Höhlendrüsen. Ihr Secret wird in die untern Winkel der Fächer befördert, die oft ganz damit angefüllt sind. In großer Zahl dringen sie auch in die Falten ein und münden auf deren Oberfläche in die Fächer aus (*b. H* Fig. 40—43). Zuweilen reichen sie bis zur dorsalen Höhlenwand zwischen die acidophilen Drüsen hinein. Sie finden sich aber nicht nur im Bereich der Höhle, sondern ziehen auch der Rinne entlang nach vorn, wobei sie sich zwischen die acidophilen Rinnendrüsen und die peripheren Mucindrüsen einschieben (Fig. 39). Von letztern lassen sie sich schon bei oberflächlicher Betrachtung durch ihre intensivere Färbung mit sauren Farbstoffen abgrenzen. Es besteht nämlich zwischen ihnen und den peripheren Mucindrüsen ein ähnlicher Unterschied wie zwischen diesen und den Trichterdrüsen. Die einzelnen Zellen sind rundlich oder häufiger länglich birnförmig und mit langem, schmalem Hals versehen. Ihr Inhalt färbt sich mit Hämatoxylin tiefblau, mit Thionin dunkelviolet. Er erscheint klumpig, läßt aber auf dünnen Schnitten eine Zusammensetzung aus rundlichen Granula deutlich erkennen. Mit HEIDENHAIN's Eisenhämatoxylin bleibt er farblos, und der nun hervortretende Kern zeigt ein kleineres Kernkörperchen und geringere Größe als derjenige der acidophilen Drüsen (Fig. 42 *b. H*).

In der Literatur finden sich über die Drüsen im Fuße der Pectiniden nur wenige und recht oberflächlich gehaltene Angaben. Bei *P. varius* sind sie A. MÜLLER entgangen und später nie beschrieben worden. — CARRIÈRE erwähnt bei irgendeiner *Pecten*-Art von den Philippinen den Trichter umgebende Schleimdrüsen und die Rinne umgebende Byssus-

drüsen. — BARROIS gibt für *P. maximus* ebenfalls Trichterdrüsen und Rinnendrüsen („glandes du sillon“) an; über letztere schreibt er noch: „J'ai souvent constaté que les cellules glandulaires les plus rapprochées du sillon, et notamment celles qui sont situées à la partie inférieure, offrent une coloration, jaunâtre ou grisâtre, alors que le reste de la glande est nettement teinté en rose ou en rouge. Cet aspect est dû, je pense, à un phénomène d'ordre purement physiologique, les réactifs colorants agissant avec plus ou moins d'intensité suivant que les cellules glandulaires sont elles-mêmes plus ou moins avancées dans leur travail de sécrétion.“ — In der untern Wand der Höhle konnte BARROIS keine Drüsen finden, wohl aber über der Höhle und in den Falten. Die Faltendrüsen scheinen ihm kleiner und weniger leicht färbbar als die Rinnendrüsen zu sein. — CATTIE hat bei *P. islandicus* und *P. groenlandicus* Trichterdrüsen und nur einerlei Byssusdrüsen beobachtet. Letztere sollen nicht nur die Rinne, sondern auch die Höhle umgeben und in deren Falten eindringen. — Die basophilen Höhlendrüsen sind von allen diesen Autoren nicht erkannt worden, ebenso nicht die Unterschiede zwischen den verschiedenen acidophilen Rinnendrüsen und ferner zwischen den peripheren Mucindrüsen und den Trichterdrüsen.

Epithel. Die freie Oberfläche des Fußes trägt einfaches Wimperepithel, und solches findet sich auch im äußern Teil der Rinne und auf der Innenwand der Byssusscheide. Dagegen zeigt das Epithel im innern Teile der Rinne ein anderes Aussehen (Fig. 45). Die Zellen sind hier schmal und hoch und durch Intercellularen voneinander getrennt, durch welche die Drüsengranula in dichten Scharen austreten. Aus diesem Grunde lassen sich die Umrisse der einzelnen Epithelzellen nicht leicht feststellen. Ihre länglichen Kerne liegen unregelmäßig in verschiedener Tiefe. Eine Basalmembran fehlt. Die ziemlich groben Basalkörperchen aufsitzen den Wimpern sind länger, 7—9 μ und stehen in der Regel in pinselförmigen Gruppen zusammen. An ihrer Wimpernatur ist nicht zu zweifeln, sobald man auf Rasiermesserschnitten durch lebendes Material ihr lebhaftes Schlagen beobachtet hat. Das Zellplasma zeigt feine Längsfaserung.

Ganz ähnliches Epithel findet sich in den obern Winkeln der Fächer, also im Ausmündungsbereich der körnigen acidophilen Drüsen. Seine eigentümliche Ausbildung hängt mit der besondern Art seiner Leistung zusammen.

Die Fläche der Falten trägt ebenfalls Flimmerepithel (Fig. 42, 43); die Flimmern sind sehr kurz, aber doch auf Schnitten durch lebendes Material an ihrer Beweglichkeit unschwer zu erkennen. Sie sitzen niedern, pflasterförmigen Zellen auf.

In den untern Winkeln der Fächer (Fig. 42), in welche die basophilen Höhlendrüsen ausmünden, sind die Epithelzellen größer und tragen lange, feine Flimmern, die leicht hin und her geschwungen erscheinen. Sie sind infolge des hier liegenden basophilen Secrets nicht immer leicht erkennbar, fehlen aber nie.

Es flimmert also die ganze innere Oberfläche der Rinne und der Höhle; die Wimpern fehlen an keiner Stelle, gleichgültig, ob Byssussubstanz in den Fächern vorhanden ist oder nicht; dadurch wird an der Beschaffenheit des Epithels nichts geändert.

CARRIÈRE fand dagegen nur die leeren Fächer, welche keine Byssussubstanz enthalten, mit Wimperepithel ausgekleidet. — BARROIS hat bei dem wenig entwickelten Byssusorgan von *P. marinus* auf den Falten, aber nicht auf der untern Wand der Höhle Wimpern beobachten können. — CATTIE fand bei *P. islandicus* und *P. groenlandicus* die Höhle von einem ähnlichen Wimperepithel ausgekleidet, wie es der Trichter besitzt; die verschiedenartige Ausbildung der Epithelien ist ihm nicht aufgefallen.

Der Byssus. Er besteht aus Fäden von eigenartiger Gestalt (Textfig. C). Meist sind mehrere zu einem Bündel vereinigt. Sie lassen sich aber leicht voneinander trennen und erscheinen als Bänder, deren Breite von unten nach oben abnimmt. Auf Querschnitten zeigen sie schmale Keilform. Vorn besitzen sie eine große, unregelmäßig gebildete Haftfläche. Gegen ihre in der Höhle steckende „Wurzel“ zu wölben sie sich rinnenförmig zusammen. Die Wurzel ist groß und breit und in zahlreiche feine Fasern zerschlissen, von denen je eine in einem Byssusfach liegt. Die Wurzelfläche steht senkrecht zu der Fadenfläche. Die Form der Fäden ist nicht konstant; meist sind sie nicht glatt, sondern tragen feine Längsrippen. Stets zeigen sie eine ausgesprochene längsfasrige Beschaffenheit; die Fasern strahlen vorn in die Haftfläche aus. Eine Zusammensetzung derselben aus Körnern konnte ich nicht erkennen. Die große Haftfläche verbindet sich sehr fest mit dem Untergrund und läßt sich nur schwer unverletzt ablösen.

Bei der Vereinigung mehrerer Fäden zu einem Byssus umfassen sich die hintern rinnenförmigen Fadenteile, welche in der Byssus-scheide liegen, und bilden nach MÜLLER's Bezeichnung einen „Stamm“; ferner treten die in je einem Byssusfach liegenden Wurzelfasern zu

Fig. C.

Pecten varius L.
Byssus. 4:1.

den Wurzellamellen zusammen. Die Wurzelteile werden außerdem von basophilem Secret umhüllt (Fig. 44). Dasselbe findet sich auch zwischen den Schichten des Stammes. Es ist immer sehr reichlich vorhanden und läßt sich mit Hilfe von Thionin und Hämatoxylin zwischen den übrigen, aus acidophilem Secret bestehenden Teilen leicht erkennen, ist aber seither der Beobachtung entgangen. Für den Zusammenhalt der Fäden scheint es nicht unwichtig zu sein und dabei die Rolle einer Kitt- oder Verbindungssubstanz zu spielen.

Bildung des Byssus. Der bandförmige Teil der Fäden wird aus dem Secret der grobkörnigen und feinkörnigen acidophilen Rinnendrüsen gebildet, welches in den innern Teil der Rinne ergossen wird, und da derselbe sehr tief ist, gegen den Grund weiter wird und seine Seitenwände nicht ganz glatt sind, so ergibt sich hieraus die bereits beschriebene Fadenform. Die Haftfläche der Fäden wird nur aus dem grobkörnigen, rein orangeophilen Secret der in den vordern einfach spaltförmigen Teil der Rinne einmündenden Drüsen gebildet. Mit der weiten Verbreitung derselben hängt die große, nur den Fäden von *Pecten* zukommende Haftfläche zusammen. Da die Rinne vorn nicht abgeschlossen wird, kann das weiche Secret hier austreten und durch den Druck des Fußes wie durch einen Sigelstock geformt werden.

Die Wurzel der Fäden wird aus dem Secret der über die Höhle hinziehenden acidophilen Drüsen gebildet, und zwar findet bei einer Secretion in der Rinne gleichzeitig eine Secretion in der Höhle statt, so daß also der Faden mit seiner Wurzel aus einem Guß entsteht. Das die Wurzelfasern bildende Secret tritt zunächst in die obere Winkel der Fächer ein; besonders schön sieht man bei Anwendung von T.-Tr. die rosaroten Granula zwischen den Epithelzellen hindurchtreten und miteinander zu den Wurzelfasern verschmelzen. Diese bleiben aber dort nicht liegen, sondern gelangen in die unteren Winkel der Fächer hinab. Dort stauen sich die Wurzelfasern an und werden zu Lamellen vereinigt (Fig. 42). Auf Querschnitten durch die Höhle sieht man die Lamellen in darmähnlichen Windungen in den unteren, oft stark erweiterten Teilen der Fächer liegen. Zugleich läßt sich bei fast jeder Färbung, am schönsten mit Orange G-Hämatoxylin oder bloß mit Thionin (Fig. 44), beobachten, daß das acidophile Secret der Wurzelfasern von einem andern, stark basophilen dicht eingehüllt wird. Letzteres stammt von den basophilen Höhlendrüsen, welche auf der Fläche der Falten und in die unteren Winkel der Fächer ausmünden. Daß dieses

schleimige Secret nicht nur zur Vermeidung schädlicher Reibung zwischen der Byssuswurzel und dem Faltenepithel dient, sondern auch an dem Zusammenhalt der Fäden beteiligt ist, unterliegt keinem Zweifel, und Vergleiche mit den bei andern Formen bestehenden abweichenden Verhältnisse werden dies bestätigen.

Die Fächer werden nicht vollständig von den Wurzellamellen eingenommen, ihr oberer Teil ist meist leer. Auch liegen in den kleinern seitlichen Fächern immer weniger Wurzelfasern als in den mittlern, was auch mit der Verteilung der Drüsen im Einklang steht.

Biologie. *Pecten varius* ist sehr beweglich. Bald schwebt er hüpfend durchs Wasser, bald kriecht er an der Glaswand des Aquariums empor oder schleift sich auf dessen Boden fort. Nie sitzt er lange fest, wie man nach der kräftigen Entwicklung des Byssus hätte vermuten können.

Die am auffallendsten in die Erscheinung tretende Fortbewegung ist das Schwimmen. Die großen, leichten Schalen, unterstützt von dem aus der innern Mantelrandfalte hervorgegangenen, breiten und muskulösen Velum, vermögen im Mantelraum eine große Wassermenge einzuschließen, die durch rasche Kontraktion des kräftigen Adductors zu dem schon oben erwähnten Byssusausschnitt und eine ihm gegenüberliegende Spalte ausgetrieben wird, wodurch die Tiere, mit dem Schloß voran, im Bogen durch das Wasser fliegen. Auf diese Weise können in kurzer Zeit große Strecken zurückgelegt werden.

Die Locomotion mit Hilfe des Fußes geht langsamer vor sich. Die Fußspitze wird wie ein Saugnapf verwendet, und durch abwechselndes Strecken und Zusammenziehen der Fußmuskulatur können sich die Tiere auf dem Grunde fortziehen. Das Emporklettern an steilen Wänden geschieht auf ganz dieselbe Weise. Dabei stellt aber der Byssus ein hervorragendes Hilfsmittel dar, indem er dem Tier auf seiner Wanderung festen und sichern Halt bietet und in gewissem Sinne eine ähnliche Aufgabe erfüllt wie das Seil der Hochtouristen. Aber zum Hinaufziehen dient der Byssus nicht¹⁾, dies besorgt allein der Fuß! Derselbe wird dabei weit ausgestreckt; seine Spitze heftet sich fest und durch Kontraktion des Fußmuskels wird das Tier gehoben; immer noch festgehalten durch die Fußspitze wird ein Faden gebildet und angeheftet. An diesem hängend hat nun der Muschelfuß wieder freie Beweglichkeit erlangt, er kann

1) Eine ganz eigenartige Vorstellung findet sich in O. v. FÜRTH, Vergl. chem. Physiologie der nied. Tiere (1903), angegeben.

sich drehen und wenden und nach neuen zum Anheften günstigen Stützpunkten ausstrecken. Bei einem später erfolgenden Weiterwandern wird der Byssus, meist mit einem leicht zu beobachtenden Ruck, der durch Zusammenklappen der leicht geöffneten Schalen zustande kommt, mit seiner Wurzel aus der Höhle gezogen und an der Wand festgeklebt zurückgelassen. Nie konnte ich ein Abreißen der Fäden feststellen; sie wurden stets vollständig und ohne Verletzung aus der Höhle entfernt und zeigten immer die feingespaltene Wurzel.

Der zwischen den Schalenklappen vorstreckbare Teil des Fußes mißt 1—2 cm. Vor dem Festheften führt er tastende Bewegungen aus, dann wird sein vorderer, angeschwollener Teil kurze Zeit der Glaswand angelegt, die hier austretende weiche Byssussubstanz wird von ihm breitgedrückt, die seither geschlossene Rinne öffnet sich, der noch bleiche Faden erscheint, und der Fuß wird rasch eingezogen.

Bei festsitzenden Pecten wird vor jeder Ortsveränderung der ganze vorhandene Byssus abgelöst, indem er einfach aus der Höhle herausgezogen wird. Pecten, die mit einem Skalpell vom Grunde abgelöst wurden, vermögen den losen Byssus vor einer Neuanheftung nicht immer aus der Höhle zu entfernen; die zur erneuten Festheftung gebildeten Fäden werden dann den alten einfach hinzugefügt. Doch läßt sich feststellen, daß solche künstlich befreite Muscheln den Byssus häufiger ablösen als beibehalten. Beibehalten wird meist nur ein umfangreicher, aus zahlreichen Fäden bestehender Byssus. Es hängt dies mit den Raumverhältnissen der Höhle und der Byssusscheide zusammen; die in den Fächern der Höhle steckende Wurzel ist sehr breit, der die schmalen Fäden umscheidende Höhlenausgang eng. Die Byssusscheide ist zwar erweiterbar, aber doch nicht in dem Maße, daß ein umfangreicher Byssus nur durch die von den Wimpern verursachte Wasserströmung herausgetrieben werden könnte. Ist derselbe jedoch an der Unterlage befestigt, so kann er herausgezogen werden.

Da *Pecten varius* sich im Aquarium vorzüglich hält und fleißig „spinnt“, lassen sich diese Verhältnisse leicht beobachten.

III. *Limidae*.

Es sind bereits Untersuchungen vorhanden von A. MÜLLER (1837) über *Lima squamosa* LAM. und *L. glacialis* LAM., von CARRIÈRE (1882) über *L. hians* GMEL., von BARROIS (1885) über *L. squamosa*

LAM., *L. hians* GMEL., *L. loscombii* SOW. und von CATTIE (1886) über *L. elliptica*.

Ich habe *L. inflata* LAM., *L. hians* GMEL. und *L. squamosa* LAM. eingehender untersucht. Von den genannten Arten besitzt *L. squamosa* das am höchsten entwickelte Byssusorgan. Die Byssushöhle ist groß, reich gefaltet und von mächtigen Drüsenmassen umgeben. — Der Byssus von *L. glacialis* soll nach MÜLLER dem von *L. squamosa* gleichen. *L. inflata* und *L. hians* haben nur eine kleine Byssushöhle mit geringer Faltenbildung. Das Byssusorgan ist hier in Rückbildung begriffen, doch spielt es im Leben dieser beiden Muscheln noch eine wichtige und eigenartige Rolle. Bei *L. loscombii* zeigt es nach BARROIS eine ähnliche Ausgestaltung. Bei *L. elliptica* endlich fehlen nach CATTIE die Falten in der Höhle vollkommen.

1. *Lima inflata* LAM. und *Lima hians* GMEL.

Im Gegensatz zu *Pecten* ruht *Lima* nicht einseitig auf einer Schalenklappe, sondern auf den Vorderrändern beider Schalen (Textfig. D). Damit hängt die symmetrische Ausbildung und die schiefe Form ihrer Schalen zusammen. Mit Ausnahme einer kurzen, dem Ligament gegenüberliegenden Strecke klaffen sie weit und lassen den zahlreichen, langen Mantelrandtentakeln und dem Fuß auch bei Kontraktion des Schalenschließmuskels freien Durchtritt.

Dem starken Ligament entspricht ein kräftiger Adductor, der wie bei *Pecten* aus zwei histologisch verschieden strukturierten Teilen zusammengesetzt ist und sich hinter und über den Schalenmitten inseriert (Textfig. E). Von ihm aus nach vorn erstreckt sich der Fuß, der sehr stark verlängert und weit zwischen den Schalenklappen hervorgestreckt werden kann. Dabei ändert sich seine Gestalt stark; vorn erscheint er schief abgestutzt (Fig. 8 und 46), und diese lanzettliche Fläche, welche bei der Locomotion allein den Boden berührt, ist unpigmentiert, während der übrige vorstreckbare Teil rotbraunes Pigment enthält.

In den Fuß ist eine Rinne eingesenkt. Ruht *Lima* auf den Vorderkanten ihrer Schalen (Textfig. D), so ist bei ausgestrecktem Fuß dessen Rinnenseite wohl dem Boden zugekehrt, die Fußspitze ist aber nicht nach „vorn“, dem Mund oder dem Ligament zu gerichtet, sondern nach der entgegengesetzten Seite, und hält man die Schalen mit den Wirbeln nach oben (Textfig. E), so erscheint die Rinne nicht auf der Ventral-, sondern auf der Dorsalseite oder besser auf der Vorder-

seite des Fußes eingesenkt, ein Verhalten, das im Gegensatz zu dem bei allen andern mir bekannten Lamellibranchiaten-Familien steht.

Die Rinne ist nicht sehr tief; ihre Form wird aus dem Querschnitt (Fig. 50) ersichtlich. Auch hier ist der innere, weitere Teil der Rinne von dem äußern deutlich abgesetzt. In der Mitte der pigmentlosen „Kriechsohle“ endet die Rinne mit einer Grube (*G*, Fig. 47, 49), die unregelmäßige Wände besitzt und von Lippen umgeben wird (Fig. 8 u. 49 *li*).

Durch eine seichte Furche steht diese Grube mit einer kleinen spaltförmigen Einsenkung in der Fußspitze in Verbindung, welche ohne Zweifel dem Trichter bei *Pecten* entspricht (*Tr*, Fig. 8, 47). Sie wurde seither übersehen.

Fig. D.

Fig. E.

Fig. D. *Lima inflata* LAM. Von der linken Seite; Fuß (*F*) hervorgestreckt. Muskeleindrücke punktiert eingetragen. Nat. Größe. *a* Schalenadductor. *b* linker hinterer Fußretractor. *c* linker vorderer Fußretractor. *d* und *e* Eindrücke von Muskeln, die nicht dem Fuße angehören.

Fig. E. *Lima inflata* LAM. Nat. Größe. Der Fuß (*F*) und seine Retractoren (*r. a* und *r. p*). Darmtractus punktiert. *Ml* die zu einer Röhre verwachsenen Mundklappen. Eingetragen ist auch das Nervensystem.

Von einer Byssusscheide kann bei *L. inflata* und *L. hians* kaum gesprochen werden; sobald sich die Ränder der Rinne geschlossen haben, tritt die Höhle auf. Sie hat halbkuglige Form, ist klein und mißt im Durchmesser nur 1–2 mm. Sie besitzt 6–20 Falten, welche sich von ihrem Grunde und ihrer Hinterwand aus erheben und im wesentlichen radiär angeordnet sind (Fig. 48). Die mittlere Falte ist die größte, seitlich werden sie kleiner. Ihre Vorderränder ragen frei in die Höhle, hinten kommen durch Verschmelzung ihrer Ränder mit der Höhlenwand Fächer zustande, die aber sehr kurz sind.

Muskulatur. *L. inflata* und *L. hians* besitzen ähnliche Muskelverhältnisse. Außer dem großen Eindruck des Adductors finden sich auf jeder Schalenklappe noch mehrere kleine Eindrücke, die von zum Fuß ziehenden Muskeln, von Mantelrandretractoren und von Kiemenmuskeln hervorgerufen werden (Textfig. D).

Zur Fußmasse gehen nur 2 Paar Muskeln, die beide sehr zart sind. Das vordere Paar (Textfig. E r. a) inseriert sich unterhalb der vordern Ohren der Schalen, in unmittelbarer Nähe des Mantelrandes. Sie durchsetzen die Leber und ziehen hinter den zu einer Röhre verwachsenen Mundlappen hindurch, den Ösophagus zwischen sich fassend, der Stelle zu, an welcher sich der Fuß von der Visceralmasse abzuheben beginnt; die beiden Schenkel konvergieren hierbei. Von hier aus lassen sie sich nicht mehr als gesonderte Bündel verfolgen, da sich ihre Fasern in der muskulösen Decke des Fußes zerstreuen. Es steht nichts im Wege, sie mit den Retractores pedis anteriores anderer Byssiferen zu homologisieren.

Die hintern paarigen, auffallend schwachen Muskelbündel (Textfig. E r. p) inserieren sich hinter dem Schließmuskel, ebenfalls in der Nähe des Mantelrandeindrucks, ziehen dann zum Adductor und, diesem dicht anliegend, unter ihm hindurch, worauf sie sich etwas erheben und nach vorn ziehen, um dann in die muskulöse Wand des Fußes einzutreten und sich hier aufzulösen. Sie konvergieren in ihrem Verlaufe noch stärker als die vordern. Indem sie sich nicht vor, sondern hinter dem Adductor inserieren, weichen sie von dem normalen Verhalten der hintern Fußmuskeln aller andern Byssiferen ab. Sie dürften aber trotzdem den Retractores pedis posteriores entsprechen.

An der Streckung und Bewegung des Fußes beteiligen sich außerdem kräftige muskulöse Lagen und ein ausgedehntes Schwellensystem. Man findet unter dem Epithel des Fußes zunächst eine Schicht ringförmig verlaufender Muskelfasern (Fig. 50); darunter ziehen sich sehr kräftige Längsmuskellagen hin, besonders auf der Rinnenseite. Die Drüsenmassen durchsetzend finden sich radiäre Stränge, die gegen den Rinnengrund konvergieren. Ferner finden sich die Höhle umziehende, zirkuläre Muskelfasern; auch in den Falten lassen sich zahlreiche Muskelfasern nachweisen. — Der hinter der Byssushöhle gelegene Teil ist ebenfalls stark dehnbar und spielt auch eine Rolle bei der Verlängerung des Fußes.

Über die Drehung des Fußes. Wie ich schon ausgeführt habe, liegt die Rinne nicht auf der Ventral-, sondern auf der Dorsal-

seite des Fußes eingesenkt. In der Literatur fand ich auf dieses sonderbare Verhalten nur drei kurze Hinweise.

LACAZE-DUTHIERS (1854) gibt in einer Beschreibung der Anatomie von *Anomia ephippium* an, daß der Byssus „est placé le plus généralement en arrière du pied“ und fügt in einer Fußnote hinzu: „La *Lima squamosa* fait exception, le byssus est en avant.“ KEFERSTEIN schreibt in: BRONN, Klass. Ordn. Thierreich (1862—1866), p. 388: „Die Byssusdrüse hat ausser, unter und hinter dem Kiele des Fusses und nur bei *Lima* vor diesem ihren Sitz.“ Und in PAGENSTECHER's Allgemeiner Zoologie, 1881, Vol. 4, steht p. 499: „nur haben die Arten von *Lima*, welche überhaupt einen Byssus bilden, denselben auf der vorderen Kante des Fusses. Die Fussspitze hat sich also in Beziehung auf dieses Organ an verschiedener Stelle ausgebildet“.

Für eine Erklärung kommen nur zwei Möglichkeiten in Betracht: 1. die Einsenkung der Rinne auf der vordern, statt auf der hintern Kante des Fußes und 2. die Drehung des Fußes. Die vollkommen

Fig. F.

Lima inflata LAM. Zentralnervensystem. Vergr.

C. G, P. G, V. G Cerebral-, Pedal-, Visceralganglien. P. N Pedalnerven.
C. C Cerebralcommissur. D Durchtritt des Darmes, Oe des Ösophagus.

symmetrisch angeordneten paarigen Muskeln ließen mir zunächst die erstere Annahme für wahrscheinlicher erscheinen. Aber die Untersuchung des Nervensystems, das hier als letzte und höchste Instanz in Betracht kam, entschied für die Drehung (Textfig. E und F).

Die 3 Ganglienpaare liegen sehr nahe zusammen, die Visceralganglien auf der Vorderseite des Adductors, die Cerebralganglien unter dem Ösophagus und in ihrer nächsten Nähe die Pedalganglien, wie gewöhnlich zwischen den Schenkeln des Retractor pedis anterior, aber hinter der Byssushöhle. Doch ist dies hier ohne Bedeutung. Von den beiden dicht zusammenliegenden Pedalganglien gehen nach vorn in den Fuß 2 starke Nervenstränge ab, die — und dies ist das Merkwürdige — sich in kurzer, nur 1—2 mm betragender Entfernung von den Ganglien fast rechtwinklig überkreuzen!

Es ist dabei von weiterm Interesse, daß sich der rechte Pedalnerv über den linken legt, woraus sich ohne weiteres ablesen läßt, daß die Drehung nach rechts erfolgt ist. *Lima* hat also Stadien durchlaufen, wie sie *Pecten* und *Anomia* noch heute zeigen.

Drüsen. Im Fuß von *Lima inflata* und *L. hians* lassen sich 5 Drüsengruppen abgrenzen.

1. Wie bei den seither beschriebenen Formen münden auf der Oberfläche des Fußes birnförmige Drüsenzellen aus. Sie liegen hauptsächlich auf der Rinnenseite des Fußes und münden teilweise, wie bei *Pecten varius*, auf der Innenwand des äußern Teiles der Rinne aus. Sie bläuen sich mit Hämatoxylin, geben aber mit Thionin keine deutliche rotviolette Färbung, obgleich sie zweifellos den Schleimdrüsen anderer Formen entsprechen.¹⁾

2. Der Trichterdrüse entsprechend findet sich in der Umgebung der kleinen Einsenkung in der Fußspitze ein Drüsenhäufchen, das aus kleinen, rundlichen Zellen mit kleinem Kern und körnigem Inhalt besteht. Sie nehmen mit Thionin eine intensiv rotviolette Färbung an. Von den vorigen Drüsen lassen sie sich leicht unterscheiden (*T. Dr.*, Fig. 46, 47).

3. Das Lumen des Fußes wird fast vollständig erfüllt von riesigen acidophilen Drüsenmassen (*a. R.*, Fig. 46, 47—50). Sie erstrecken sich der Rinne entlang von ihrem Beginn bis zu ihrer Einmündung in die Höhle, umgeben aber die Höhle nicht, sondern

1) Nebenbei sollen hier noch im Epithel des Fußes zerstreut liegende becherförmige Zellen mit grobkörnigem, acidophilem Inhalt erwähnt werden

münden nur von vorn in diese ein. Ihre Hauptmenge mündet in die Rinne aus, und zwar ist der Ausmündungsbereich wie bei andern Byssiferen auf den innern Teil derselben, dessen Epithel auch eine von dem der Oberfläche abweichende Beschaffenheit zeigt, beschränkt (Fig. 50). In der Umgebung der Grube, am Anfang der Rinne, sind die Drüsen grobkörniger und stärker lichtbrechend (Fig. 46, 47, 49). — Ihr Kern und besonders ihr Inhalt ist sehr charakteristisch ausgebildet. Letzterer besteht nämlich aus ziemlich großen, regelmäßig spindelförmigen Gebilden (Fig. 51). Diese eigentümliche Form behalten die Granula bis zu ihrem Austritt zwischen den Epithelzellen bei, erst dann tritt ihre Verschmelzung zu einer homogenen Masse ein. Der Kern ist groß, bläschenförmig und mit einem auffallend großen Nucleolus versehen. Durch die spindelförmige Gestalt der Granula lassen sie sich leicht von den übrigen Drüsenzellen des Fußes unterscheiden.

Für die Bildung der Secretsspindeln (Fig. 51 *b*) lassen sich alle Stadien unschwer auffinden: Im Plasma treten kleine rundliche Körnchen auf, die an Größe zunehmen und dabei mehr und mehr die charakteristische Spindelform annehmen. Die unreifen Spindeln sind noch nicht rein acidophil. — Es soll nicht unerwähnt bleiben, daß das reife Secret mit Thionin sonderbarerweise violett gefärbt wird, während es bei Doppelfärbung Orange G-Hämatoxylin rein orangeophil erscheint.

4. Mit Ausnahme der vordern, der Rinne zugewandten Seite wird die Byssushöhle vollständig umgeben von Drüsenzellen, die bei Färbung mit Orange G-Hämatoxylin durch ihren tiefdunklen, klumpigen Inhalt von den angrenzenden, soeben beschriebenen acidophilen Drüsenzellen scharf abstechen (*b. H.*, Fig. 46, 48). In großer Zahl münden sie in den Winkeln der Fächer aus. Sie dringen aber auch in die Falten ein und münden auf deren Oberfläche aus (Fig. 26). Dabei zeigen sie eine bei *Lima hians* mehr als bei *L. inflata* auffallende Anordnung. Auf der mittlern breitesten Falte münden sie nämlich auf beiden Flächen in annähernd gleicher Menge aus, auf den seitlich gelegenen Falten aber in der Regel nur auf einer Fläche, und zwar stets auf derjenigen, welche von der mittlern Falte abgewendet liegt.

Ihr Secret ist stark sauer, bläut intensiv Hämatoxylin und gibt mit Thionin dunkelviolette Färbung; mit Eisenhämatoxylin bleibt es farblos. Auf dünnen Schnitten läßt sich feststellen, daß es aus rundlichen Granulationen besteht. Der Kern ist reich an Chromatin

und besitzt nur ein unscheinbares Kernkörperchen. Das in die Fächer reichlich entleerte Secret zeigt homogene oder schlierige Beschaffenheit; die Granula sind in ihm nicht mehr nachzuweisen.

5. Nach außen von den acidophilen Rinnendrüsen (3) finden sich noch kleine Drüsengruppen, die von den peripheren Drüsen (1) örtlich getrennt sind und auch in ihrem färberischen Verhalten geringe Abweichungen von diesen zeigen (*b.R.*, Fig. 46, 50). Mit Hämatoxylin zeigen sie gewöhnlich nur einen hellblauen Farbenton, mit Thionin nehmen sie eine deutliche rotviolette Tönung an. Ihr spärliches Secret fließt nur in den äußern Teil der Rinne; es nimmt am Aufbau des Byssus keinen Anteil. Diese Drüsen sollen als basophile Rinnendrüsen bezeichnet werden.

Historisches. CARRIÈRE schreibt über die Drüsen von *Lima hians*: Die Rinne „ist überdeckt und umgeben von der aus helleren und dunkleren Zellen bestehenden Spinndrüse . . . und vereinigt sich mit der Byssushöhle, welche zum Theil von der Drüse umgeben ist“. — BARROIS erwähnt bloß das Vorhandensein einer reich entwickelten Byssusdrüse. — Bei *Lima elliptica* gibt CATTIE nur einerlei Drüsenzellen an, in der Höhlenwand dieselben wie längs der Rinne.

Epithelverhältnisse. Die Fußoberfläche und der äußere Teil der Rinne trägt gewöhnliches, nicht überall gleichhohes Wimperepithel. Im innern Teile der Rinne, also im Ausmündungsbereich der acidophilen Rinnendrüsen, zeigen die Epithelzellen ein anderes Aussehen: sie sind sehr schmal, durch Intercellularen voneinander getrennt und von dem unter ihnen liegenden Bindegewebe, in welchem die Drüsenzellen liegen, nicht deutlich durch eine Basalmembran abgegrenzt. Ihre Wimpern erscheinen kräftiger und sind länger (8—10 μ) als die der gewöhnlichen Epithelzellen (6—7 μ) und sitzen großen Basalkörperchen auf. Das Plasma dieser Zellen ist längsfasrig.

Ähnlich, aber weniger stark, ist das Epithel der Falten modifiziert. Die Wimpern, die nie fehlen, sind nur 5—6 μ hoch. Das Zellplasma zeigt keine Anzeichen einer secretorischen Tätigkeit (Fig. 26). — In den Winkeln der Falten sind die Flimmern feiner und länger (Fig. 26).

Der Byssus (Textfig. G). Die 1—2 cm langen Fäden des Byssus von *Lima inflata* sind schmal bandförmig, haben also keinen „runden“, sondern einen keilförmigen Querschnitt. Die Haftplatte ist klein, auch die Wurzel ist sehr klein und wenigteilig. Die Struktur der Fäden ist eine fasrige; in der Haftplatte strahlen die Fasern

radiär aus. Die spindelförmigen Granula lassen sich in der fertigen Haftplatte nicht mehr nachweisen.

Die Ausbildung der Fäden ist keine sorgfältige und regelmäßige. Dies hängt mit der großen Massenproduktion zusammen. Unregelmäßig gebildete, verkrüppelte Fäden, die meist breiter sind und eine gekerbte oder zackige Außenkante aufweisen (Fig. 52), kommen nicht selten vor.

In der Regel werden nur wenige Fäden durch einfache Aufeinanderlagerung ihrer Wurzeln und unter Mitwirkung des Secrets der basophilen Höhlendrüsen zu einem Byssus vereinigt. Zuweilen finden sich 2—3 Fäden mit gemeinsamer Wurzel, was sich so er-

Fig. G.

Lima inflata LAM.

a Haftplatten von Byssusfäden, verggr. b einige von einem Nest abgelöste Byssusfäden, nat. Größe.

klären läßt, daß diese Fäden rasch hintereinander gebildet wurden, so daß sich das die Wurzeln bildende Secret zu einer Masse vereinigen konnte. Ferner finden sich nicht selten die Haftplatten von Fäden miteinander verklebt (Textfig. G a).

Bildung des Byssus. Die Fäden samt Haftplatten und Wurzeln werden von den acidophilen Rinnendrüsen (3) secerniert; die Haftplatten im besondern von den stärker lichtbrechenden, rein orangeophilen Drüsenzellen, welche ihr Secret in die Rinnengrube ergießen. Aus der riesigen Menge der Fäden, die *Lima* zur Anfertigung ihres Nestes bedarf, lassen sich die großen Massen der Rinnendrüsen verstehen. Die Form der Fäden stimmt mit derjenigen der Rinne zur Zeit der Secretion überein. Das von den basophilen Höhlendrüsen reichlich produzierte Secret hüllt die kleinen Wurzeln der Fäden ein und ist an ihrem Zusammenhalt beteiligt.

Biologie. *Lima inflata* ist wie *Pecten varius* befähigt, hüpfende Bewegungen mit ähnlichen Mitteln auszuführen (s. S. 495). Auch Fuß und Byssus benützt sie auf dieselbe Weise zur Fortbewegung, wobei sie vermöge dessen stärkerer Dehnbarkeit rascher vorwärts kommt. Ich beobachtete eine *Lima*, die nach 12 Minuten in 10 cm Höhe gelangt war, unter Zurücklassung von nur 5 Byssusfäden. Jeder Faden wurde nur zu kurzer vorübergehender Festheftung benutzt.

Der Byssus dient aber nicht nur dazu, sondern auch zur Herstellung eines Versteckes oder „Nestes“. Ein solches besteht aus Sandkörnern, Schalentrümmern, Algenteilen usw., die mit einer Unmenge von Byssusfäden zusammengesponnen werden. In Triest habe ich neben andern einige nur aus *Ulva lactuca* zusammengesponnene Nester gesammelt. Die Muschel sitzt in der Mitte des Nestes und läßt durch eine oder mehrere Öffnungen desselben ihre langen Mantelrandtentakel wie Fangarme heraustreten. LACAZE-DUTHIERS (1865) hat eine begeisterte Beschreibung davon gegeben. Bei der Herstellung, die er nicht ganz richtig erklärt hat, verfähiert das Tier auf folgende, im Aquarium leicht zu beobachtende Weise: es heftet an irgendeinem Fremdkörper einen Byssusfaden an, dreht dann den Fuß oder seltner sich selbst mit einer hüpfenden Bewegung und heftet dann entfernt von dem ersten Faden einen andern fest. Es können noch weitere Fäden hintereinander gebildet und in verschiedenen Richtungen angeheftet werden, dann wird der Byssus aus der Höhle entfernt. Nicht selten ist dabei auch eine hüpfende Bewegung zu beobachten, durch welche aber die Fäden nicht abgerissen, sondern mit ihrer kleinen Wurzel einfach aus der Höhle herausgezogen werden. Durch oftmalige Wiederholung dieses Vorgangs kommt endlich ein Nest zustande.

In Triest wurde *Lima inflata* häufig im Nest gefangen, und da ins Aquarium verbrachte Tiere sich bald in einer dunklen Ecke ein neues Versteck anzufertigen beginnen, scheinen sie in der Regel in einem solchen zu leben und dessen zu bedürfen, wahrscheinlich als Schutzmittel gegen die nicht verschließbaren Schalen. *Lima squamosa* LAM., deren Schalen nicht klaffen, baut sich kein Nest.

Eine kletternde *Lima* vermag vorübergehend an einem Byssusfaden frei zu hängen; seine Wurzel muß also in der Höhle gut befestigt werden können. Dies geschieht mit Hilfe der in der Umgebung der Höhle und in ihren Falten verlaufenden Muskeln. Das

Secret der basophilen Höhlendrüsen spielt dabei keine Rolle, es ist keine „Verbindungsmaterie“ im Sinne A. MÜLLER'S.

2. *Lima squamosa* LAM.

Die hohe Ausbildung ihres Byssusapparats ist seiner Verwendung korrelat. Der Byssus wird nicht zum Bau eines Versteckes benutzt, sondern dient zur Festheftung. Auch kommt *L. squamosa* nicht die große Beweglichkeit der unsteten *L. inflata* und *L. hians* zu; in der Regel sitzt sie fest und wird meist mit einem kräftigen, aus zahlreichen groben Fäden bestehenden Byssus gefangen. Ihre ganze Organisation trägt den Stempel dieser Lebensweise. Die Schalen sind stärker und verschließbar, bis auf eine schmale Öffnung unter dem hintern und eine ebensolche, durch einen Höcker unterbrochene, unter dem vordern Ohr. Durch den untern Teil des vordern Spaltes tritt der Byssus aus.

Der Fuß ist kürzer und nicht so stark dehnbar wie der von *L. hians* und *L. inflata*. Auch er zeigt die für letztere beschriebene Drehung. In seiner Spitze findet sich eine kleine, spaltförmige Vertiefung, das Überbleibsel einer einst kräftigern Trichterbildung.

Die Querspalte, mit welcher die Rinne beginnt, ist klein; der äußere Teil der Rinne ist von dem innern nur durch eine wenig ausgeprägte Lippenbildung abgesetzt. Gegen die Höhle schließen die Ränder der Rinne zusammen und bilden eine ansehnliche Byssus-scheide (Fig. 53), welche die Byssusfäden aufnimmt und zusammenhält. Die Höhle ist sehr umfangreich und stark gefaltet. Bei einem Exemplar von 4 cm Schalenhöhe zählte ich im vordern Teile der Höhle 82 Falten; gegen das hintere Ende der Höhle nimmt ihre Zahl ab, indem die seitlichen allmählich verschwinden. Die Falten stehen dabei annähernd in der Längsrichtung des Fußes, neigen aber gegen die Höhlenöffnung zusammen.

Muskulatur. Es findet sich ein Paar vorderer und ein Paar hinterer Fußretractoren, die beide, besonders aber die hintern, viel kräftiger ausgebildet sind als bei den 2 vorigen Arten. Die vordern Retractoren inserieren sich unter den Wirbeln der Schalen und ziehen, an Stärke zunehmend, gerade nach unten der Höhle zu; sie umfassen dabei den Mund und durchsetzen die Leber und die Geschlechtsorgane. Die hintern Retractoren sind kurz, aber sehr massig und nehmen die Byssushöhle in sich auf. An der Schale inserieren sie sich wie bei *L. hians* und *L. inflata* nicht vor, sondern hinter dem kräftigen, aus zwei Teilen zusammengesetzten Ad-

ductor. Bei festsitzender Lebensweise wirken beide als Byssusmuskeln.

Drüsen. 1. Periphere Mucindrüsen finden sich nur im vordersten Teile des Fußes im ganzen Umfang, später beschränken sie sich auf die Rinnenseite und lassen sich längs der Rinne als zwei schmale Drüsenbänder bis in die Byssusscheide hinein verfolgen. Sie liegen in den Vorsprüngen, welche den äußern Teil der Rinne von dem innern und später die Byssusscheide von der Byssushöhle trennen. Sie ersetzen durch diese Lage auch die bei *L. hians* und *L. inflata* von den peripheren Mucindrüsen unterschiedenen, aber wahrscheinlich aus ihnen hervorgegangenen basophilen Rinnendrüsen (5). Ihr Inhalt ist körnig und liefert ein schleimiges Secret.

2. Die acidophilen Rinnendrüsen münden nur auf den Seitenwänden des innern Rinnenteiles, nicht in dessen Grund, aus. Die Höhle umgeben sie nur von vorn und münden von hier aus in die Fächer ein. Die einzelnen Drüsenzellen sind groß, meist von birnförmiger Gestalt und mit langem, dünnem Hals versehen. Sie besitzen auch einen großen Kern mit einem auffallend großen Nucleolus, aber ihre Granula sind nicht wie bei den nahen Verwandten *L. hians* und *L. inflata* spindelförmig, sondern einfach kuglig oder eckig, doch ziemlich groß.

3. Die basophilen Höhlendrüsen sind in kolossalen Massen vorhanden; sie liegen über der Höhle und münden in großer Zahl in die obern Winkel der Fächer ein, also nicht in die untern wie bei *Pecten varius*. Dies hängt mit der Drehung des Fußes zusammen. Sie finden sich auch vor der Höhle über den acidophilen Rinnendrüsen und münden in die bis hier nach vorn sich erstreckenden Fächer ein (Fig. 53). Auch in die Falten dringen sie ein, und sie allein finden sich in diesen im ganzen Bereich der Höhle. Ihr Inhalt ist körnig, bläut Hämatoxylin und gibt mit Thionin eine intensiv rotviolette Färbung. Ihr Kern enthält einen nur kleinen Nucleolus.

Epithel. Das Epithel der Rinne ist wie bei *L. inflata* ausgebildet. Nur im Grunde derselben sind die Zellen weniger modifiziert, da hier keine oder nur wenige Drüsen ausmünden. — In der Byssusscheide ist das Epithel höher und sein Plasma fein krümelig. — Die Epithelzellen der sehr schmalen Falten sind kubisch bis plattenförmig und stets und überall mit kurzen Wimpern versehen. Nichts deutet auf eine secretorische Tätigkeit des Epithels. In den obern Winkeln der Fächer, in welche die basophilen Höhlen-

drüsen in so großer Zahl einmünden, finden sich längere, feinere Flimmern.

Der Byssus zeigt eine derbe Beschaffenheit. Die Fäden sind bandförmig, bis $\frac{1}{2}$ mm breit und ihrer Dicke wegen ziemlich steif. Nach ihrer kleinen Haftfläche zu schwellen sie keulenförmig an (Textfig. H a, b). Ihre großen, breiten Wurzeln sind regelmäßig fächerförmig zerschlissen (Textfig. H c) und farblos, die Fäden dagegen grüngelb.

Fig. H.

Lima squamosa LAM. Vergr.

a und b Haftplatten von Byssusfäden. c Wurzel eines Fadens.

Die Fäden werden aus dem Secret der acidophilen Rinnendrüsen in dem innern, zur Zeit der Bildung nach außen abgeschlossenen Teile der Rinne gebildet; ihre Wurzeln nur in den vordern Winkeln der Fächer aus dem Secret der hier ausmündenden acidophilen Rinnendrüsen. Die Wurzeln werden aufeinandergeschichtet und von dem Secret der basophilen Höhlendrüsen umhüllt.

Bei frisch eingefangenen Tieren ist der Byssus aus zahlreichen Fäden zusammengesetzt, und man kann daraus schließen, daß er unter normalen Verhältnissen lange beibehalten wird. Infolge seiner großen Wurzel hält er in der Höhle, und durch die kräftigen Byssusmuskeln kann er sehr stark eingeklemmt werden.

Vor einer Ortsveränderung wird er stets und vollständig aus der Höhle entfernt. Mit ihrem Byssus künstlich vom Untergrunde

abgelöste Tiere können ihn vor einer Neuanheftung nicht immer aus der Höhle entfernen, ähnlich wie *Pecten varius*.

IV. *Aviculidae*.

Pinna nobilis L.

Mit ihrem vordern spitzen Ende, verankert durch den Byssus, stecken die Tiere im schlammigen oder sandigen Grunde des Meeres. Dieser eigenartige Cephalothetismus hat in der Organisation manche Besonderheiten hervorgebracht, auf den Byssusapparat aber nur wenig modifizierend eingewirkt.

Derselbe ist sehr in die Länge gestreckt; sein vorderer Teil ist fingerförmig, von rundem bis elliptischem Querschnitt und sehr frei beweglich (Fig. 9). Er ist stark schwellbar; mehrere Blutlacunen verlaufen in ihm, von denen eine zentral gelegene durch ihre Größe auffällt (*l*, Fig. 57).

Auf der Ventralseite verläuft eine Rinne, welche vorn ohne eine deutlich ausgeprägte Querspalte endet. In ihrer Umgebung zeigt der Fuß eine Anschwellung, welche bei der Anheftung der Fäden auf die Unterlage gedrückt wird und welche der Ort für die Formung der Haftplatte der Fäden ist. — Der Fußspitze fehlt eine Trichterbildung.

In ihrem vordersten Teile ist die Rinne einfach spaltförmig, später erweitert sich ihr Grund und zeigt eine in Fig. 56 abgebildete Form. Durch Längsfalten, welche auf den Seitenwänden verlaufen, kann der innere, weitere Teil, in welchem die Fadenbildung erfolgt, nach außen abgeschlossen werden. Diese Falten können zuweilen sehr stark entwickelt sein und bis zur Fußoberfläche reichen; dann sind sie pigmentiert, besonders in ihrem freien Rande (*li*, Fig. 56 und 57).

Mit dem Aufhören des frei beweglichen Fußteiles und dem Beginn des weiten, scheidenförmigen Höhleneinganges, der Byssusscheide, ändern sich die Verhältnisse (Fig. 57, 58). Die Lippen der Rinne wulsten sich auf und schließen zusammen. Die Rinne selbst senkt sich steil in die Tiefe, wodurch, wie bei andern Formen, der Eintritt in die Byssushöhle angedeutet wird. Gleichzeitig teilt sich die seither einfache Rinne durch Auftreten einer Falte in ihrem Grunde zunächst in 2 Arme, und bald darauf spaltet sich jeder Arm nochmals auf dieselbe Weise, so daß

also durch das Einschieben dreier Falten eine Vierteilung der Rinne zustande kommt. Diese einfache Teilung in nur 4 Fächer behält die Höhle bis zu ihrem Ende bei. Die zuerst aufgetretene mittlere Falte verbreitert sich später, die seitlich von ihr gelegenen Fächer rücken auseinander und senken sich so in die hintern Retractoren ein, daß in jeden Retractor 2 Fächer zu liegen kommen (Fig. 60).

Muskulatur. Es finden sich 3 Paar symmetrisch gelegener Muskeln, 1 vorderes, und 2 hintere. — Die vordern Bündel (*r. a*, Fig. 9) sind schmal und inserieren sich unter dem spitzen, geraden Wirbel der Schalen unterhalb des vordern, schwächern Adductors. In ihrem Verlaufe zur Basis des „Spinnfingers“ geben sie Fasern ab, die zu den Kiemen ziehen. Unterhalb des Höhleneinganges biegt ein Teil ihrer Fasern um und dringt in den Spinnfinger ein, diesen bis zu seiner Spitze durchziehend; ein anderer Teil vermischt sich mit den Fasern der starken, hintern Muskeln. Außerdem zerstreuen sich einige Fasern in der Wand der Byssusscheide.

Von den hintern Muskeln ist das eine Paar (*r. p*, Fig. 9) sehr kräftig und heftet sich mit breiter Fläche vor dem außerordentlich massigen hintern Schalenadductor an. Es verläuft bei natürlicher Stellung des Tieres fast vertikal nach unten, wobei seine Schenkel gegen den Höhleneingang zu konvergieren und an Umfang rasch abnehmen. Sie können den ganzen Byssusapparat heben und senken, vor allem aber dienen sie zum Festhalten des kräftigen Byssus. In sie tief eingesenkt liegen die Byssusfächer.

Das andere hintere Muskelpaar ist zart, aber bei in Formol konservierten Exemplaren doch schon ohne Präparation durch die untere Wand der Byssusscheide hindurch bemerkbar. Die hintern Enden seiner Schenkel liegen den vorigen Muskeln an und zwar ihren innern, einander zugewandten Seiten, erst später entfernen sie sich von diesen und bilden deutlich gesonderte Bündel, die von hinten in die Byssusscheide eindringen und sich in deren Wand auflösen. Einige Fasern ziehen bis zu den vordern Retractoren und vereinigen sich mit diesen. Sie sind gegenüber den beiden andern Muskelpaaren, die als Retractores pedis anteriores und als Retractores pedis posteriores zu betrachten sind, nur wenig entwickelt und scheinen seither übersehen worden zu sein. Ihr Auftreten hängt mit der mächtig entfalteten Byssusscheide zusammen.

Die zur Bewegung des großen Spinnfingers dienenden Muskeln sind sehr regelmäßig gruppiert (Fig. 57). Unter dem Epithel findet man zunächst eine dünne Lage von ringförmig verlaufenden Fasern.

Dann folgen Bündel von Längsmuskeln, die durch radiär verlaufende Muskel- und Bindegewebszüge mit innern, der Drüsenmasse anliegenden Längsmuskelbündeln, die den vordern Fußretractoren angehören, verbunden sind. In den Maschen des dadurch zustande kommenden Balkenwerkes staut sich die Schwellflüssigkeit. — Endlich seien noch über den Rinnengrund hinziehende Muskelfasern genannt.

In der Byssusscheide finden sich außer den bereits erwähnten, von den vordern und den hintern Muskelpaaren stammenden Fasern noch circular verlaufende Fasern.

Wie bei andern Byssiferen liegen die Pedalganglien in der Nähe des Eintritts der vordern Fußretractoren in den Fuß. Sie innervieren die Fußmuskeln und geben in den Spinnfinger 2 starke Nervenstränge ab, die sich in ihm verzweigen und meist eigentümlicherweise im Innern von Längsmuskelbündeln verlaufen (Fig. 57 *n*).

Drüsen. Die Fußspitze ist fast vollständig erfüllt mit Mucindrüsen, nur wenig Bindegewebe und radiär und längs verlaufende Muskelfasern finden sich zwischen den aus großen, kolbenförmigen Zellen bestehenden Drüsenmassen. Mit dem Beginne der Rinne werden diese Drüsen auf die Fußoberfläche beschränkt, erhalten sich aber noch in dichter Lage im ganzen Umfang des Fußes, nicht bloß auf der Rinnenseite wie bei andern Formen (Fig. 55, 57). Erst gegen das Ende des Spinnfingers nehmen sie an Zahl ab. Ihre reichliche und gleichmäßige Verbreitung kann mit der Verwendung des Fußes in Zusammenhang gebracht werden.

Mit dem Aufhören des frei beweglichen Fußteiles hören auch diese Drüsen auf, und auf der Oberfläche der Byssusscheide sind sie nicht mehr anzutreffen. Zwar münden auf derselben auch zahlreiche Mucindrüsen aus, aber diese sind nicht subepithelial gelagert, sondern in Form von Becherzellen ausgebildet. Nur auf der Innenwand der Byssusscheide finden sich außer den epithelial auch die subepithelial liegenden Mucindrüsen (Fig. 58, 59).

Im Innern des Spinnfingers zieht der Rinne entlang ein großer Drüsenhaufen, dessen Zellen von länglich birnförmiger Gestalt sind und mit langem Ausführgang zwischen den Epithelzellen der Rinne ausmünden und zwar vorn, solange dieselbe noch spaltförmig ist, fast auf der ganzen Oberfläche ihrer Seitenwände (Fig. 55), später nur noch im innern erweiterten Teile (Fig. 56, 57). Die Drüsen begleiten die Rinne auch in die Höhle, teilen sich mit ihr in 2 und 4 Bänder und hören erst kurz vor dem Ende der Fächer auf. Ihre

Lage am Grunde derselben zeigen Fig. 58 und 59. In ihrem Ausmündungsbereiche zeigt das Epithel eine besondere Ausbildung.

Der Inhalt dieser Drüsenzellen ist grobkörnig; Orange G färbt die Körner bräunlich gelb, T.-Tr. leuchtend rot, Eisenhämatoxylin tief schwarz. Die zu Beginn der Rinne gelegenen Drüsenzellen weichen hiervon ab: sie zeigen größere, stärker lichtbrechende, mit Orange G sich glänzend goldgelb färbende Granula. Alle besitzen einen großen kugligen und mit einem sehr großen Nucleolus und feinen peripher liegenden Chromatinkörnchen versehenen Kern. Zwischen reifen, mit acidophilen Körnchen angefüllten Zellen, finden sich auch entleerte und solche, in denen die Neubildung des Secrets im Gange ist. Letztere nehmen neben basischen auch saure Farbstoffe in größerer Menge auf, zeigen also Mischfärbung.

Nach außen von der Rinnendrüse, an der Stelle, an welcher sich die Falten der Rinne von deren Seitenwand absetzen, und auch in diesen Falten liegend, finden sich andere Drüsenzellen von birnförmiger Gestalt und mit feinkörnigem Inhalt, der sich mit Hämatoxylin blaßblau färbt (*b. R.*, Fig. 57). Mit Thionin erhielt ich keine deutliche Schleimfärbung. Von den acidophilen Rinnendrüsen und den peripheren Mucindrüsen lassen sie sich durch ihre geringere Größe, verschiedene Kernstruktur und durch den Inhalt unterscheiden; vor allem aber läßt der eng begrenzte Ort ihrer Ausmündung auf besondere Verwendung schließen, die darin zu suchen ist, daß sie die während einer Fadenbildung beim Verschlusse der Rinne einer Berührung ausgesetzten Seitenwände durch ihr dort ausmündendes Secret schützen. Außerdem zeigt im Bereiche ihrer Ausmündung das Epithel noch nicht die im Bereiche der acidophilen Drüsen zu beobachtende Modifikation. Mit dem Eintritt der Rinne in die Höhle und dem Auftreten der Höhlenfalten verschwinden diese basophilen Rinnendrüsen (*b. R.*, Fig. 56 und 57).

In der Höhle finden sich ferner große Mengen basophiler Drüsenzellen, deren eigenartige Verteilung aus den in Fig. 58—60 dargestellten Querschnitten ersichtlich wird. Am dichtesten liegen sie unmittelbar über den acidophilen Drüsenzellen am Grunde der 4 Fächer. Von letztern lassen sie sich leicht unterscheiden: sie sind kleiner und enthalten kleinere Körnchen. Diese treten nicht bei jeder Färbung deutlich hervor, am schönsten mit Thionin und zwar mit rotvioletter Farbe. Die ausgetretenen Körnchen verquellen rasch und bilden eine homogene, gallertige, sich stets intensiv basophil verhaltende Masse (*b. H.*, Fig. 60). Zu-

weilen finden sich zwischen ihnen liegend Zellen, deren Granula bei Doppelfärbung Orange G-Hämatoxylin basische Farbstoffe aufnehmen.

WAGNER (1835) „konnte nichts Drüsiges finden“. — A. MÜLLER (1837) beobachtete eine die Rinne nur bis zu ihrer Vierteilung begleitende Drüse. — LEYDIG (1854, 1857, 1864) hat „in Triest vergeblich nach Drüsen gesucht“. — JOBERT (1882) sah die längs der Furche hinziehende Drüse wieder und gibt (1892) ihre Ausbreitung „von der Fußspitze bis zum hintern Retraktorenende“ an. — BARROIS (1885) bestätigt dies für *Pinna truncata* wie für *Pinna nobilis* und weist auch auf die Anwesenheit der die ganze Fußoberfläche einnehmenden Schleimdrüsen hin. — Die basophilen Rinnendrüsen und vor allem die wichtigen basophilen Höhlendrüsen sind nie erkannt worden.

Epithel. Die ganze Oberfläche des Spinnfingers und der Byssusscheide trägt Wimperepithel. Zerstreut zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen finden sich Sinneszellen, besonders reichlich in der Fußspitze.

Die Rinne und die Fächer der Höhle flimmern überall, aber im innern Teile der Rinne und im Grunde der 4 Fächer, also an allen den Stellen, an welchen die körnigen acidophilen Drüsenzellen ausmünden, ist das Epithel verschieden von dem übrigen (Fig. 23). Die Zellen sind schlanker und höher und durch Interzellularen voneinander getrennt. Die Wimpern sind länger ($7\ \mu$) und machen einen kräftigern Eindruck; sie stehen auf deutlich erkennbaren Basalkörperchen, welche die einfache oberflächliche Kontur dieser Zellen hervorrufen, während das übrige Epithel doppelt konturiert erscheint. Eine Basalmembran fehlt.

Der Byssus oder der „Bart“ der *Pinna* besteht aus ungemein zahlreichen, sehr langen Fäden, die als wirrer Schopf aus der Höhle austreten. — Die Intensität ihrer Färbung hängt mit ihrem Alter zusammen: frische Fäden sind hellgelb, allmählich werden sie dann strohgelb bis dunkelbraun. Daß nicht bloß das Seewasser, sondern auch das Licht bei der Bräunung eine Rolle spielt, zeigen die in der Höhle steckenden Wurzeln der Fäden, welche, obwohl auch der Einwirkung des Seewassers ausgesetzt, eine hellere Färbung aufweisen.

Mit zierlicher Platte heften sich die einzelnen Fäden (Textfig. J) an Teilchen des Grundes fest. Beim Eintritt in die Höhle spalten sie sich wie die Rinne in 2, dann in 4 Äste und werden gegen ihr Ende immer zarter. Dabei zeigen sie einen welligen Verlauf, der von der Kontraktion der Byssusmuskeln herrührt. Am stärksten sind die Enden gekrümmt, zuweilen sogar umgebogen.

Die Fäden älterer Tiere sind kräftiger als die jüngerer und selbstverständlich auch länger. Den seitherigen Angaben widersprechend sind sie nicht „rund“, sondern abgeplattet und zeigen einen elliptischen Querschnitt, der sich erst im hintern Teile ihrer Wurzeln der Kreisform nähert. Ihre Struktur ist feinfasrig. Beim Liegen an der Luft trocknen sie stark ein, quellen aber bei Flüssigkeitszusatz rasch wieder auf. — Die getrockneten Fäden werden zu Geweben verarbeitet.

Fig. J.

Pinna nobilis L.

Einzelner Faden, verkl.
und seine Haftplatte,
vergr.

Innerhalb der Höhle und der Byssusscheide liegen die Fäden eingebettet in eine opake, gallertige Masse (b. S. Fig. 23 u. 59), die schon A. MÜLLER (1837) beobachtet und als „Verbindungsmaterie“ bezeichnet hat. Aber alle spätern Autoren bestreiten sie oder erwähnen sie nicht. Sie zeigt homogenen, stellenweise geschichteten Aufbau. Mit Thionin gibt sie Schleimfärbung. Sie fehlt nie, und meist ist sie in großer Menge vorhanden.

Bildung des Byssus. Die Fäden werden im innern Teile der Rinne allein aus dem Secret der acidophilen Rinnendrüsen gebildet; ihre 4teilige Wurzel im Grunde der 4 Fächer aus dem Secret ähnlicher, sich auf die Höhle fortsetzender Drüsen und auf ähnliche Weise, indem die aus den Drüsen tretenden Granula durch Verfließen zu einem einheitlichen Faden verschmelzen. Die kleine Haftplatte wird in dem vordersten, noch einfach spaltförmigen Rinnenteile aus größern und stärker lichtbrechenden Granula gebildet.

Das Secret der basophilen Höhlendrüsen liefert die reichlich vorhandene gallertige Masse, in welche die Fäden eingebettet sind (Fig. 59) und durch welche sie ohne Zweifel verbunden werden. Auf diese Weise vereinigt, vermögen die vielen einzelnen Fäden eine biologische Einheit zu bilden und als solche zu wirken. A. MÜLLER (1837) hat dieses Secret als „Verbindungsmaterie“ bezeichnet, aber in anderm Sinne, in der unrichtigen Annahme, daß es die Fäden mit dem Körper des Tieres verbinde. Dies ist sicherlich nicht der Fall, es trägt nur zur Verbindung der Fäden untereinander bei.

Historisches. Nach WAGNER (1835) handelt es sich um vertrocknete Sehnenfasern. — LEYDIG (1864) „glaubt sich überzeugt zu haben, daß die kontraktilen Muskelcylinder des Fusses in die starren chitinenen Elemente des Byssus kontinuierlich übergehen“, während schon lange vorher A. MÜLLER (1837) eine die Fäden bildende Drüse längs der Rinne und eine sie am Tier befestigende „Verbindungsmaterie“, die von der Höhlenwand „ausgeschwitzt“ werden soll, beschrieben hatte.

Biologisches. Die großen dreieckigen Schalen lassen auf der Ventralseite einen schmalen Spalt offen, in dessen Umgebung sich das Proostracum in dichter blättriger Lage erhält, um den hier austretenden Byssus vor Abquetschung oder Verletzung zu schützen. Auch der unpigmentierte Fuß wird bei der Anheftung von Fäden hier herausgestreckt. Die Byssusfäden werden in der Regel nicht einfach auf der Oberfläche des weichen Grundes, dessen die *Pinna* als Wohnplatz bedürfen, angeheftet, da sie dort nur ungenügenden Halt finden würden, sondern die Fußspitze dringt bald mehr, bald weniger tief in den Boden ein und heftet dort die Fäden an Sandkörnern, Schalenfragmenten usw. an. Dazu ist die eines Trichters entbehrende, konische, stark schwellbare Fußspitze sehr geeignet. — Da sich die peripheren Mucindrüsen allgemein meist nur an den Stellen im Fuße finden, welche bei seiner Bewegung einer Berührung oder Reibung ausgesetzt sind, so kann die angegebene Verwendung des Fußes der *Pinna* zur Erklärung für die reichliche und gleichmäßige Verteilung der Mucindrüsen auf der Oberfläche des vordern Fußteiles herbeigezogen werden.

Die eigenartige Körper- und Schalenform und die schief aufgerichtete Stellung, in welcher die Tiere angetroffen werden, lassen es als ausgeschlossen erscheinen, daß der Fuß noch eine locomotorische Aufgabe haben kann. Auch das Fehlen des Trichters, der sonst bei der Ortsveränderung in hohem Grade mitwirkt, weist darauf hin. Herausgezogene, größere Tiere, die auf eine Schalenklappe gelegt wurden, secernierten zwar noch Fäden und hefteten sich mit diesen fest, vermochten sich aber nicht mehr aufzurichten. Dagegen sind junge Exemplare noch dazu imstande, was ich bei einem 3 cm und einem 4.5 cm langen Exemplar im Aquarium beobachten konnte.

Der Byssus kann durch die Kontraktion der hintern Fußretractoren sehr kräftig eingeklemmt werden, so daß bei meinen Versuchen, einigen Exemplaren den Byssus herauszuziehen, stets die Fäden abrissen. Dies war auch der Fall bei Ausschaltung der vermeintlichen Mitwirkung der geschlossenen Schalen an dem Fest-

halten des Byssus. Betäubten oder durch Liegen außerhalb des Wassers geschwächten Tieren ließ sich aber der Byssus ohne Anstrengung ausziehen.

Ich habe nicht in Erfahrung bringen können, ob ältere *Pinna* ihren Byssus jemals aufgeben. Alle in der Bucht von Zaule bei Triest und bei Neapel gefangenen *Pinna* besaßen dichte Büschel von Fäden, an denen beim Herausföhlen vom Grunde ähnliche mächtige Schlammklumpen hingen wie an den Wurzelstücken herausgezogener Sumpfpflanzen, eine deutliche Demonstration der Wirksamkeit der zahlreichen Fäden bei der Befestigung.

V. *Anomiidae*.

1. *Anomia ephippium* L.

Sie besitzt einen ganz extrem entwickelten Byssusapparat, und es ist nicht ohne Interesse, zunächst einen Überblick über die Geschichte des eigenartigen, lange verkannten Byssus zu werfen.

BRUGUIÈRES (1789) spricht bei *Anomia* von einer 3. Schale, „qui, par sa nature, a beaucoup d'analogie avec les opercules des coquilles univalves“. — Auch POLI (1795) war dieser Anschauung nicht abgeneigt; er bezeichnete sie als „ossiculum“. — LAMARCK hielt das Ossiculum für das verbreiterte und erhärtete Ende der Sehne eines Muskels. PHILIPPI (1844) und SIEBOLD (1848) schließen sich dieser Ansicht an. DESHAYES (1841) vergleicht es dem Stiel der Brachiopoden. FORBES u. HANLEY (1850) rücken durch einen Vergleich von *Anomia* mit *Pecten* dem Gedanken näher, den auch schon früher STEENSTRUP (1848) ausgesprochen hatte, der aber erst von LACAZE-DUTHIERS (1854) eingehend begründet wurde: „l'ossicule est un byssus“. 1878 tritt v. IHERING dieser Auffassung wieder entgegen, da eine Byssusdrüse nicht nachgewiesen sei, und er zieht aus seinen Untersuchungen den Schluß, „dass bei *Anomia* in ihrer Existenz die Byssusdrüse auf das Embryonalleben beschränkt ist und bald nachher zu Grunde geht, während das Faltenorgan (= Byssushöhle) und somit das Schliessknöchelchen (= Ossiculum) ein besonderes, nur *Anomia* zukommendes Gebilde repräsentiert“. — Auch CARRIÈRE (1882) hält die Deutung des Schließknöchelchens als Byssus für hypothetisch. Nach ihm hat zwar *Anomia* „in der Jugend ein zartes Byssusband, . . . mit dem sie sich anheftet“, aber später soll eine Umbildung eintreten: „Die Byssuslamellen werden von Bindegewebe umwuchert, verkalken und verkleben mittels des sie umgebenden gleichfalls verkalkenden Bindegewebes mit der Unterlage“. Irgend welche Drüsen hat er nicht gefunden. — BARROIS (1885) suchte durch eine oberflächliche Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei *Area* das Ossiculum wieder als Byssus zu behaupten und gibt zum ersten Male das Vorhandensein einiger

Drüsenzellen in den Falten an. Über die Bildung des Byssus ist er sich jedoch auch nicht klar geworden, denn die Hauptmasse der ihn bildenden Drüsen und die kalkliefernden Elemente sind ihm, wie allen seinen Vorgängern, entgangen. Die Unzulänglichkeit der wenigen, in den Falten gelegenen Drüsenzellen scheint er selbst gefühlt und nur aus diesem Grunde den mehrschichtig angeordnet und eigenartig ausgebildet sein sollenden Epithelzellen des hinter dem Trichter, also außerhalb der Byssushöhle gelegenen Fußteiles die Möglichkeit einer Beteiligung bei der Byssusbildung zugeschrieben zu haben. — Seitdem sind mehr als 20 Jahre vergangen, ohne daß ein erneuter Versuch gemacht worden wäre, das Rätsel seiner Entstehung zu lösen.

Die dauernd festsitzende Lebensweise bei pleurothetischer Fixierung hat eine weitgehende Asymmetrie des Tieres, im besondern seines Byssusapparats, zur Folge gehabt. Die dünne, untere, ursprünglich rechte Schale schmiegt sich der Unterlage dicht an und besitzt einen rundlichen Ausschnitt, durch welchen der Byssus, mit dem die Fixation erfolgt, austritt.

Legt man ein von seiner Unterlage künstlich abgelöstes Tier umgekehrt auf die obere, gewölbte Schalenklappe, so kann man beobachten, daß nach einiger Zeit zwischen Byssus und Schale der unpigmentierte Fuß hervortritt und tastende Bewegungen ausführt. Ist das Exemplar noch klein, so vermag der Fuß sich über die Schale hinweg bis auf die Unterlage zu strecken, sich dort anzuhängen und die Schale wieder in die normale Lage umzukehren. Erwachsene Tiere können dies nicht mehr.

Der vorstreckbare Teil des Fußes ist schlank und leicht beweglich; vorn ist er keulenförmig angeschwollen und trichterartig ausgehöhlt (Fig. 10). Wie überall spielt dieser Trichter auch hier eine Rolle bei der Locomotion. In ausgedehntem Maße kommt eine solche nur jungen Tieren zu, die selbst an Glaswänden emporzuklettern vermögen. Auch ältere, künstlich losgelöste Tiere können sich mit Hilfe des Trichters noch kurze Strecken auf ebenem Grunde fortschleifen.

Die Trichterhöhle findet man wie bei *Pecten* meist mit einer schleimigen Masse angefüllt, in welche Diatomeenschalen, Sandkörnchen usw. eingebacken sind.

Der durch den Ausschnitt der untern Schale hervortretende Byssus steckt in einer Höhle, die nach außen weit geöffnet ist und deren Öffnung von einer breiten Membran („Ringmembran“ v. IHERING) umzogen wird (R. M., Fig. 10). Der Höhleninnenraum wird durch schmale, sehr dicht nebeneinander gestellte Falten, die sich

senkrecht vom Höhlengrund erheben, gefächert. Die Form der Höhle und die Richtung ihrer Falten ist aus Fig. 10 und 63 zu sehen. Die Falten zeigen in der Regel keinen geraden, sondern einen leicht geschwungenen Verlauf, den dann auch die zwischen die Falten eingreifenden Byssuslamellen annehmen (Fig. 11, 13). Hinten ist die Höhle am tiefsten, nach vorn wird sie seichter. Die mittlern Falten sind die größten, seitlich werden sie niedriger und kürzer. Bei ausgewachsenen Tieren ist ihre Zahl außerordentlich groß; bei einem 3 cm langen Exemplar zählte ich 76 Falten.

Wie bei allen seither untersuchten Arten nimmt auch bei *Anomia* die Byssushöhle den hintern Teil des Fußes ein. Der vorstreckbare, trichtertragende, auf seiner Unterseite mit einer seichten Rinne versehene Fußteil darf nicht, wie meist unrichtig angenommen wird, allein als „Fuß“ betrachtet werden, sondern er stellt, wie der Spinnfinger der Mytiliden, welchem er homolog ist, nur den vordern Teil des Fußes dar. Er ist von dem hintern Teil deutlich abgesetzt und beteiligt sich, wie später gezeigt werden wird, nicht mehr an der Bildung des Byssus. Beide Teile des Fußes haben eine starke Umbildung erfahren, die sie als scheinbar selbständige Organe erscheinen läßt und die v. IHERING mit dazu führte, das Haftorgan der Anomien als ein nur ihnen zukommendes besonderes Organ („Faltenorgan“) zu betrachten.

Fig. K.

Fig. K. *Anomia ephippium* L. Obere (rechte) Schale von innen gesehen, mit Muskeleindrücken, s. Text. Nat. Größe. lt Ligament.

Fig. L.

Fig. L. *Anomia eph* L. Der Fuß und seine Muskulatur von der linken Seite. 4:1. H Höhle mit Falten. Tr Trichter.

Die Muskulatur des Organs trägt nur wenig zu seiner Homologisierung mit dem Byssusapparat anderer Arten bei, da auch sie ganz besondere Verhältnisse aufweist, deren Zurückführung auf das normale Verhalten stets große Schwierigkeiten bereitet hat. Bei erwachsenen Exemplaren findet sich nämlich auf der Unterschale

nur ein Muskeleindruck, auf der Oberschale dagegen sind gewöhnlich vier getrennte Eindrücke vorhanden, in einer Anordnung, wie sie Textfig. K zeigt. Präpariert man die zu ihnen gehörenden Muskeln frei, so ergibt sich *a* als Eindruck des aus 2 verschiedenen aussehenden Teilen zusammengesetzten Adductors, der schief zwischen den beiden Schalenklappen verläuft und dem auf der Unterschale der einzig vorhandene Eindruck angehört. Den übrigen 3 Eindrücken auf der Oberschale entsprechen Muskeln, die zur Byssushöhle ziehen. Diese ist vor allem in die beiden, in der Nähe des Schalenadductors gelegenen Muskeln (*c* und *c'* Textfig. K u. L), die kurz, aber sehr kräftig und breittköpfig sind, eingesenkt. *b* ist ein schmales Muskelbündelchen, das sich in nächster Nähe der Ligamente an die Schale ansetzt; gegen die Byssushöhle verbreitert es sich. Es hat dieselbe Richtung wie die Höhlenfalten, und seine Fasern dringen in diese in großer Zahl ein.

Stellt man nun eine *Anomia* so auf, daß das Ligament nach vorn, die Unterschale nach rechts sieht, so zeigen die oben genannten Muskeln Beziehungen zur Byssushöhle, die an Verhältnisse bei *Arca* erinnern. *b* erscheint als vorderer, *c* und *c'* als hintere Fußretractoren. Der vordere Retractor zieht von oben vorn, leicht geneigt nach unten und hinten, die hintern Retractoren von oben hinten nach unten vorn und inserieren sich vor dem Adductor, ganz ähnlich wie bei *Arca*, und auch die Höhlenfalten stehen annähernd in der Richtung von vorn nach hinten. Nur ist die Höhle nicht nach unten, sondern nach rechts geöffnet, und die Muskeln sind nur einseitig an die Oberschale angeheftet, Verhältnisse, die, wie sich zeigen läßt, mit der pleurothetischen Lage des Tieres in Zusammenhang zu bringen sind. Bei symmetrischen Byssiferen finden sich stets paarige Fußretractoren, vordere schwächere und hintere kräftigere. Beim Übergang zur pleurothetischen Lebensweise fallen allgemein diejenigen Fußmuskeln, welche an die Unterschale ansetzen, einer Reduktion anheim. Dieser Schwund ist auch bei *Anomia* eingetreten. Es findet sich bei ihr ein vorderer Retractor und zwar der linke (*b*); der rechte fehlt und damit auch der Eindruck für einen solchen auf der Unterschale, und wie für einen linken vordern, so fehlt auch der Eindruck für einen linken hintern Retractor, und nichts liegt näher als der Schluß, daß auch der Retractor selbst fehlt.

Nun besteht aber die Schwierigkeit darin, wie die beiden hintern, an die Oberschale ansetzenden Retractoren (*c* und *c'*) zu deuten sind. Dazu kann die Untersuchung von Jugendstadien verhelfen. Da sich

die jungen Anomien auf der Schale des Muttertieres oder in nächster Nähe desselben ansiedeln, so lassen sich solche leicht verschaffen. Bei den kleinsten von mir untersuchten Exemplaren von 1—2 mm Durchmesser läßt sich feststellen, daß nur ein einziger hinterer Retractor vorhanden ist, der aus lauter gleichartigen, ziemlich breiten Muskelfasern besteht. Bei Exemplaren von 5—7 mm Durchmesser, mit etwa 20 Falten in der Höhle, ist er schon ziemlich kräftig und läßt bereits eine histologische Sonderung in zwei verschiedene Teile, wie sie auch im Schalenadductor anzutreffen ist, erkennen. Äußerlich erscheint der Muskel noch einheitlich und erzeugt auch nur einen einfachen Muskeleindruck. Erst in späterm Alter, ungefähr gleichzeitig mit dem Beginne der Verkalkung des Byssus und wahrscheinlich in Zusammenhang mit der dabei erfolgenden dauernden Fixierung, finden sich 2 getrennte Bündel. Das Auftreten einer Spaltung des hintern Retractors überrascht nicht, da eine solche bei Mytiliden allgemein auftritt (s. S. 532). — Damit glaube ich die von BARROIS und v. IHERING gemachte Annahme, daß der hintere rechte Retractor auf die linke Schale herübergewandert sei, hinreichend widerlegt zu haben.

Es soll noch erwähnt sein, daß von 60 erwachsenen Anomien, die ich untersucht habe, 2 nur einen einzigen, aber sehr umfangreichen hintern Retractor besaßen. Es dürfte sich dabei um ein Unterbleiben der Spaltung handeln, eine Anomalie, die auch zugunsten der gegebenen Deutung spricht.

Über die Muskelverhältnisse von *Anomia* ist viel gestritten worden, und auch meine Deutung weicht von allen seitherigen wieder ab:

POLI nimmt die einzelnen Muskelbündel als zu einem einzigen „Musculus quadricipitis“ zusammengehörig an. — LACAZE-DUTHIERS (1854, p. 11) betrachtet die beiden zentral gelegenen Muskelbündel (*c* und *c'*) als „muscles rétracteurs de l'osicule“; das vordere Bündel „appartient au pied“; p. 31 schreibt er aber: „on peut considérer le byssus comme n'ayant qu'un seul muscle“, da seine beiden Teile ein ähnliches Verhalten wie der doppelte Adductor mancher Muscheln zeige. „D'ailleurs . . . le pied . . . a pour se mouvoir deux petits faisceaux musculaires“, ein hinteres, das sich an den Byssusmuskel anschließt und ein vorderes, das auch zum Byssus ziehende Fasern enthält und „à la fois un des muscles antérieurs peu développés du pied et du byssus“ ist. LACAZE-DUTHIERS bringt auf diese Weise einen vordern und einen hintern Fußmuskel und einen vordern und einen hintern, in zwei Teile gesonderten Byssus retractor zusammen. — Nach v. IHERING (1878) hat *Anomia* „einen nur links vorhandenen Retractor pedis und endlich einen hinteren Retractor pedis, welcher sowohl den linken, wie den rechten Schenkel besitzt und eine Differenzierung in

zwei Portionen, die ligamentöse und die muskulöse erfahren hat“. — BARROIS (1885), der nur den vordern Teil des Fußes als „pied“ auffaßt, widerspricht v. IHERING, es könne sich nicht um Fuß-, sondern nur um Byssusretractoren handeln und zwar sollen sämtliche 4 Retractoren vorhanden sein, indem *c* und *c'* die beiden hintern Retractoren und *b* den einen vordern Retractor repräsentiere, während der andere vordere Retractor mit *c*, also einem hintern Retractor, verschmolzen sein soll (!).

Dagegen habe ich gezeigt, daß nur die linksseitigen Retractoren vorhanden sind, der vordere und der hintere, und daß letzterer, aber erst im postembryonalen Leben, eine Sonderung in zwei Bündel erfährt. Beide Retractoren sind morphologisch betrachtet Fußmuskeln, dienen aber als Byssusretractoren.

Der vordere Teil des Fußes besitzt keine eignen, an die Schalen ansetzenden Retractoren; er ist mit wenigen Muskelfasern nur lose an die Wand der Byssushöhle angeheftet. Außer einer Drehung nach rechts, die er gemeinsam mit dem hintern Teile des Fußes durchgemacht hat, erfuhr er noch eine Verschiebung nach unten.

Zwischen dem Byssus und den ihn bildenden Organen jüngerer und älterer Anomien bestehen mit ihrer Lebensweise in innigem Zusammenhange stehende Unterschiede.

A. Die bei jüngern Anomien bestehenden Verhältnisse.

Junge, bis 7 mm große Exemplare besitzen noch, wie schon angegeben, die Fähigkeit des Ortswechsels. Die vorübergehende Festheftung erfolgt bei ihnen mit Hilfe eines Byssus, der vor jeder folgenden Ortsveränderung abgelöst wird und an der Glaswand der Zuchtgefäße zurückbleibt. Darin stimmen sie mit andern Byssiferen überein, und auch der Byssus zeigt ähnliche Beschaffenheit: er ist noch nicht verkalkt. Er besteht aus einer dünnen rundlichen Platte, auf der sich wenige, sehr zarte Lamellen fast senkrecht erheben (Fig. 16). Bei den kleinsten, von mir untersuchten, 0,8 mm großen Exemplaren fanden sich 5—6 Lamellen; mit der Größe der Tiere nimmt jedoch die Zahl der Lamellen rasch zu. Dementsprechend zeigt auch die Byssushöhle einfaches Verhalten; sie ist klein und wird nur durch wenige, parallele Falten in Fächer geteilt, in welchen die Byssuslamellen stecken (Fig. 64).

Drüsen. 1. Fast die ganze Höhe der Höhlenwand einnehmend findet sich ein breiter Ring von Drüsenzellen (*a. H.* Fig. 64). Er

beginnt nicht weit vom freien Rande der Höhlenwand entfernt, der noch nicht so breit umgebogen ist wie bei den ältern Anomien (vgl. Fig. 63 u. 64). Die einzelnen Drüsenzellen sind birnförmig und besitzen einen kugligen Kern mit großem Nucleolus. Ihr Inhalt ist grob granuliert; die Granula verhalten sich rein acidophil. Sie münden mit einem schmalen Hals zwischen den Epithelzellen der Innenwand der Höhle, die im Gegensatz zu ältern Anomien vollständig bewimpert ist, aus.

2. In der Nähe dieser acidophilen Höhlenwanddrüsen, meist zwischen ihnen und dem Höhlenrande gelegen, finden sich wenige, zerstreut liegende Drüsenzellen von mehr kugliger als birnförmiger Gestalt, die mit einem dünnen Hals ebenfalls auf der Innenwand der Höhle ausmünden. Ihr Inhalt ist sehr feinkörnig; er erscheint fast homogen und färbt sich mit Hämatoxylin blau, mit Thionin rotviolett.

3. Die Falten der Byssushöhle enthalten ebenfalls Drüsenzellen (Fig. 25). Sie liegen subepithelial in dem weitmaschigen Bindegewebe und zwar am dichtesten in den untern Enden derselben. Sie sind schmal keulenförmig und besitzen einen sehr langen Hals, der zwischen den niedrigen Epithelzellen ausmündet. Ihr Inhalt ist acidophil und körnig, aber viel feiner als derjenige der Höhlenwanddrüsen.

4. Dazu können noch über der Höhle liegende und in die Fächer einmündende kleine birnförmige Drüsenzellen kommen, deren Inhalt mit Thionin Schleimfärbung gibt; ich habe sie aber nicht immer und stets nur in geringer Zahl gefunden.

Das niedrige Epithel der Höhleninnenwand und der Falten (Fig. 25) ist vollständig bewimpert und trägt keinen secretorischen Charakter.

Der Byssus wird bei jungen Anomien nur aus dem Secret subepithelialer Drüsenzellen gebildet, und zwar beteiligen sich dabei, soweit ich feststellen konnte, nur die acidophilen Höhlenwanddrüsen und die Faltendrüsen, deren Secret zunächst zu einer Masse zusammenfließt wie bei *Arca*. Bei längerem Beibehalten erfährt dieser einfache Byssus auch eine Verstärkung und wird zu einem mehrschichtigen Gebilde. Das Secret der acidophilen Höhlenwanddrüsen liefert Schichten, welche ihn von außen umgeben. Die aufeinanderfolgenden Schichten lassen sich deutlich voneinander abgrenzen, da sie oberflächlich durch die Einwirkung des Seewassers stärker verändert wurden als im Innern. Die acidophilen Falten-

drüsen ergießen ihr Secret in die Fächer und besonders reichlich in die Winkel zwischen den Lamellen des zuerst gebildeten Byssus. Es staut sich dort an und führt zu einer Verdickung der Byssusplatte. Die Ablagerung dieses Secrets erfolgt ebenfalls schichtweise (Fig. 16, 25).

Mit dem Alter der Tiere vergrößern und vermehren sich die Falten, die Höhle nimmt an Umfang und Tiefe zu und ihr Rand wird breiter und biegt sich flach um. Der Byssus erfährt einen doppelten Zuwachs, einen starken im Umfang, einen geringern in der Höhe.

B. Die bei ältern Anomien bestehenden Verhältnisse.

Später treten verschiedene wichtige Veränderungen ein, welche mit der dauernd festsitzenden Lebensweise, zu der nun übergegangen wird, in Konnex stehen. Daß die Festheftung im spätern Leben eine dauernde ist, bedarf noch der Begründung: Die Unterlage, auf der sich die Anomien festsetzen, beeinflußt die Art ihres Wachstums und die Gestalt ihrer Schalen; auf *Pecten*-Schalen festsitzende, alte Anomien zeigen nicht nur gekrümmte Unter- und Oberschalen, sondern auch die Rippen der *Pecten*-Schale kommen bei den Schalen der Anomien zum Ausdruck. Löst man ferner solche in der Gestalt innig ihrem Untergrunde angepaßte Exemplare vorsichtig ab und legt sie auf den ebenen Boden einer Glasschale, so kann das Tier in der Regel keine Ortsveränderung ausführen, da infolge der gewölbten Schalen der kurze Fuß nicht bis auf den Boden reicht. Eine Neuanheftung ist vollständig ausgeschlossen. — Schon aus derartigen Formverhältnissen kann man auf die dauernde Beibehaltung des einmal eingenommenen Platzes schließen.

Die dauernd festsitzende Lebensweise macht einen festen, haltbaren Byssus erforderlich, und ich sehe darin eine Ursache für die einzigartige Erscheinung der Verkalkung des Byssus älterer Anomien.

Außer der Verkalkung zeigt der Byssus erwachsener Anomien (Fig. 11) noch weitere Unterschiede von demjenigen junger Tiere. Zunächst fällt die große Haftplatte auf, mit der er auf der Unterlage festgekittet ist. Gegen ihren Rand zu läuft die Platte dünn aus; in der Mitte zeigt sie eine im Umriß mehr oder weniger ovale Erhöhung, welcher sehr zahlreiche Lamellen aufsitzen, die weich und biegsam und nicht verkalkt sind wie der übrige Teil des Byssus. Ferner trägt dieser Byssus zahlreiche engere und weitere

Löcher, die schon von POLI und CARRIÈRE gesehen wurden, in ihrer Bedeutung aber nicht erkannt worden sind (*P*, Fig. 11).

Auf Schliften durch den Byssus oder besser noch auf Schnitten durch entkalkten Byssus (Fig. 12, 13) lassen sich die unverkalkten Lamellen in die kalkige Masse hinein verfolgen. Mit Hämatoxylin färben sie sich tiefblau und treten dadurch aus dem übrigen, keine Farbstoffe aufnehmenden Teil des Byssus deutlich hervor. Letzterer zeigt eine unregelmäßig geschichtete Struktur; die Schichten ordnen sich konzentrisch um die in den Byssus eindringenden Löcher und Kanäle an (Fig. 14).

Ehe auf die Bedeutung letzterer näher eingegangen wird, sollen die byssusbildenden Elemente der erwachsenen Anomien, welche von denen der jüngern in vielen Punkten abweichen, besprochen werden. Hierüber sind bis jetzt nur wenige und recht unzulängliche Untersuchungen angestellt worden. Dies lag nicht zum geringsten Teil an den technischen Schwierigkeiten und der Feinheit des Objekts, doch hat auch BOURNE an der zu den *Anomiaceae* gehörenden *Aenigma* (s. S. 529), die, wie er selbst angibt, ein viel günstigeres Studienobjekt ist, die Verhältnisse nicht zu klären vermocht.

Es soll hier schon erwähnt werden, daß an der Bildung des verkalkten Byssus außer verschiedenen subepithelial gelegenen Drüsenzellen auch Epithelzellen teilnehmen. — Im Vergleich zu den bei jungen Anomien bestehenden Drüsenverhältnissen zeigen die homologen Drüsen bei erwachsenen Tieren eine geringere und beschränktere Verbreitung und werden teilweise durch andere, neu auftretende Drüsen ersetzt.

Die wichtigste Rolle spielen die längs des äußern Randes der flach ausgebreiteten Höhlenwand hinziehenden acidophilen Drüsen. Sie sind seither stets der Beobachtung entgangen, leuchten aber auf Querschnitten durch die Höhle, die mit T.-Tr. gefärbt sind, durch ihre rote Färbung aus dem blau gefärbten Bindegewebe der dünnen Enden der „Ringmembran“ entgegen (*a. H*, Fig. 63). Eine nähere Betrachtung dieser Membran (Fig. 22!) ergibt manche Besonderheiten: Die dorsale epitheliale Decke besteht aus großen, ziemlich hohen, prismatischen Zellen, die stets niedere Flimmern tragen und dicht mit acidophilen Granulationen erfüllt sind. Gegen den Außenrand zu werden diese Epithelzellen niedriger, führen aber immer noch den dichten Inhalt, und sie finden sich in dieser Ausbildung auch noch eine kurze Strecke auf der Unterseite der Membran. Dann kommen nach innen schmale, höhere Epithelzellen, die durch Inter-

cellularen voneinander getrennt sind und die auch, allerdings sehr kurze und leicht zu übersehende, Wimpern tragen. Ihr Zellplasma zeigt feine Längsfaserung. Sie bilden nur eine schmale Zone; von den weiter nach innen folgenden Epithelzellen, welche die ganze übrige Unterseite der Membran belegen, sind sie meist deutlich abgesetzt. Letztere bestehen in der Mehrzahl aus niedrigen, kubischen Zellen, - die dicht zusammenschließen und einen meist in der Mitte gelegenen rundlichen Kern aufweisen. Ihr Plasma ist krümelig. Oberflächlich zeigen sie nur eine einfache Kontur und Wimpern fehlen ihnen. Zwischen diesen Zellen zerstreut finden sich solche, die mit runden, grünlichen Körnchen vollgepropft sind.

Das wimperlose Epithel liegt der Byssusplatte innig an und greift auch in die Vertiefungen und Poren derselben mit zapfen- oder papillenartigen Vorsprüngen (Fig. 63) ein. Bei gewaltsamem Herausziehen des Byssus aus der Höhle werden dieselben meist abgerissen.

Zwischen den beiden Epitheldecken der Ringmembran befindet sich Bindegewebe, das von wenigen Muskelfasern durchsetzt ist und ziemlich reich an Blutlacunen ist. In ihm, dem Rande der Membran zu, liegen die schon oben erwähnten wichtigen acidophilen Drüsenzellen (*a. H.*, Fig. 22). Sie entsprechen den unter (1) genannten Drüsenzellen junger Anomien, sind aber auf einen viel schmäleren Ring beschränkt, so daß auf Querschnitten durch die Höhle sich jederseits nur wenige solcher Drüsenzellen feststellen lassen. Sie sind von birnförmiger Gestalt und mit langem Hals versehen, der durch die Intercellularen nur des aus den höhern, wimpertragenden Zellen bestehenden Teiles des Epithels der Membranunterseite ausmündet. Ihr Inhalt ist grobkörnig, ihr Kern groß und mit großem Nucleolus versehen.

In der Nähe dieser acidophilen Höhlenranddrüsen, und zwar meist gegen den Außenrand der Membran zu gelegen, finden sich basophile Drüsenzellen (*b* Fig. 22) von rundlicherer Gestalt und mit fast homogenem Inhalt, der sich mit Hämatoxylin blaßblau, mit Thionin deutlich rotviolett färbt. Ihr Kern ist kleiner und entbehrt des großen Nucleolus der acidophilen Drüsen. Sie münden durch einen langen, dünnen Hals im gleichen Gebiete wie die acidophilen Drüsen aus. Sie sind noch spärlicher verbreitet als bei jungen Anomien und nicht auf jedem Querschnitt anzutreffen.

Bei erwachsenen Anomien ist die Höhle sehr weit und außerordentlich reich gefaltet (Fig. 63). Die Falten sind schmaler als bei

jungen Tieren; im Durchschnitt von $15\ \mu$ Dicke. Das sie bekleidende Epithel ist sehr niedrig, plattenförmig (Fig. 61). Zwischen den beiden Epithellagen findet sich nur eine dünne Schicht weitmaschigen Bindegewebes. Von der Fläche gesehen (Fig. 62) zeigen die Epithelzellen im obern Teile der Falten polygonale, im untern langrechteckige Umrisse. Das ganze die Falten überziehende Epithel trägt Wimpern, die sehr kurz sind, nur $1\text{--}2\ \mu$, die aber nie und an keiner Stelle fehlen! Bei der Untersuchung lebender Tiere erwiesen sie sich als beweglich.

In diesen Falten liegen nun Drüsenzellen und zwar acidophile und basophile, die aber beide leicht der Beobachtung entgehen können. Sie schließen sich in ihrer Verteilung gegenseitig aus. Die acidophilen sind um so zahlreicher vorhanden, je jünger die untersuchten Tiere sind. Für junge Anomien habe ich sie bereits beschrieben; bei ältern, mit verkalktem Byssus versehenen Tieren finden sie sich nur noch in den untern Enden der Falten und auch dort nur in geringer Zahl, so daß sie auf einem Querschnitt durch die Höhle nicht in jeder Falte anzutreffen sind. Bei großen, alten Exemplaren fehlen sie fast vollständig. Sie sind langgestreckt, schmal kolbenförmig und münden zwischen den Epithelzellen der Falten, besonders an ihrer freien, untern Kante aus. Ihr Inhalt ist feinkörnig, viel feiner als derjenige der Höhlenranddrüsen.

Während diese acidophilen Faltendrüsen bei jungen Anomien also viel zahlreicher vorhanden sind, fehlen die folgenden, bei erwachsenen Tieren in großer Zahl vorhandenen basophilen Faltendrüsen (Fig. 61, 62) den jungen Anomien vollständig. Sie sind kleine Zellen, die auf der ganzen Oberfläche der Falten ziemlich gleichmäßig verteilt ausmünden. Auf Schnitten sind sie nicht leicht zu beobachten, am besten werden sie auf der Flächenansicht isolierter Falten erkannt (Fig. 62). Sie sind sackförmig, viel kleiner als die Faltenepithelzellen und liegen diesen von unten an. Ihr Kern ruht stets im Grunde der Zelle; über ihm ist der Zellinhalt fein granuliert, weiter oben wird er grobkörniger und dichter. In dem obern erweiterten Teile dieser Drüsenzellen steckt das Secret wie ein Pfropf in dem Halse einer Flasche. Es färbt sich mit Thionin intensiv rotviolett.

Über den Ursprung des Kalkes und die ihn liefernden Elemente sind noch nie sichere Angaben gemacht worden. Auf die Ansicht CARRIÈRE'S (s. S. 516) brauche ich nicht mehr zurückzukommen. — Betrachtet man die flach ausgebreitete Höhlenwand von ihrer

untern, dem Byssus anliegenden Seite, so findet man schon bei Lupenbetrachtung kleine, spitz auslaufende oder keulig aufgetriebene Höckerchen, welche in die Poren des Byssus hineinreichen (Fig. 14, 15). Sie finden sich nur im Bereiche des wimperlosen Epithels, das, wie schon erwähnt, aus zweierlei Elementen besteht, in der Mehrzahl aus kubischen Zellen mit krümeligem, acidophilem Inhalt und ferner aus ähnlichen Zellen, die aber mit rundlichen, grünlich aussehenden Körnchen (K. z, Fig. 15) ganz erfüllt sind, so daß ihre Oberfläche häufig über die der andern Epithelzellen hervorgewölbt erscheint. Die Körner verhalten sich Farbstoffen gegenüber ablehnend. In den Enden der Epithelzapfen finden sich letztere Zellen meist dicht zusammengehäuft, im übrigen Teile des wimperlosen Epithels nur sehr spärlich verteilt. Behandelt man solche Gewebszapfen unter dem Deckglase mit verdünnter Salzsäure, so entwickeln sich lebhaft Gasbläschen. Die Körner verlieren ihre grünliche Farbe, behalten aber ihre Form bei und lassen sich nun etwas färben. Das entweichende Gas ist Kohlensäure, der Kalk ist an ein Albuminat gebunden, das in der Gestalt der Körner zurückbleibt und sich färben läßt. Es ist nicht daran zu zweifeln, daß diese in den Epithelzellen liegenden grünen Körnchen die kalkliefernden Elemente repräsentieren. — Die Falten der Höhle geben bei ähnlicher Behandlung mit Säure keine Gasentwicklung; die in ihnen liegenden Drüsenzellen liefern keinen Kalk. Dasselbe gilt für die in der „Ringmembran“ liegenden acidophilen Drüsen.

Es erübrigt noch auf den vordern Teil des Fußes, „den Fuß“ früherer Autoren, einzugehen, da dessen Epithel nach BARROIS (1885) ganz besondere, nur *Anomia* zukommende Verhältnisse aufweisen soll. Auf der Innenwand des Trichters münden große Mengen gewöhnlicher Mucindrüsen aus (Trichterdrüsen, T. Dr. Fig. 63). In der Umgebung der seichten, mit der Höhle nicht mehr in Verbindung stehenden Rinne finden sich keine Drüsen. Sie fehlen auch auf der ganzen Oberfläche. — Das Epithel, welches den ganzen vordern Teil des Fußes bedeckt, ist ein vollkommen normales einschichtiges Wimperepithel, wie es sich bei allen andern Byssiferen auf der Oberfläche des Spinnfingers auch findet. BARROIS gibt dagegen an (p. 23): „Le revêtement externe . . . est formé d'une épaisseur considérable de grandes cellules polygonales, pourvues d'un énorme noyau très granuleux, qui se colore avec intensité par le carmin. J'ai observé ces faits avec la plus grande netteté chez une dizaine au moins d'individus“ (!). So bestimmt diese Versicherung klingt, so ent-

schieden muß ich ihr widersprechen. Zahlreiche, junge und erwachsene, von mir in Schnittserien zerlegte Exemplare zeigten nie etwas anderes als ein ganz gewöhnliches, einschichtiges Epithel. Eine Beteiligung desselben an der Byssusbildung, wie es BARROIS zuläßt, ist vollkommen ausgeschlossen.

Über die weitere Ausbildung und die Verkalkung des Byssus.

Wieder noch unverkalkte Byssus junger Anomien zustande kommt, habe ich S. 522 ausgeführt und dabei auch gezeigt, daß er schichtweise im Umfange und in der Höhe zunimmt. Später geht die Vergrößerung noch ähnlich weiter, wird aber immer langsamer. Die Byssusplatte erfährt im ganzen Umfange ihres Randes eine andauernde Verbreiterung durch das Secret der nur hier ausmündenden acidophilen Höhlenranddrüsen, und die in den Falten liegenden acidophilen Faltendrüsen tragen, indem ihr Secret auch die Zwischenräume der von ihnen gebildeten Wurzellamellen ausfüllt, noch weiter zur Erhöhung des „Stammes“ bei. Allmählich nehmen aber die acidophilen Faltendrüsen immer mehr an Zahl ab und beschränken sich auf die Faltenenden. Dafür treten dann die basophilen Faltendrüsen auf und secernieren die Byssuslamellen. Es bestehen daher bei erwachsenen Anomien die Byssuslamellen aus basophilem Secret (*b. S.*, Fig. 61), während sie bei jungen aus acidophilem gebildet wurden (*B. l.*, Fig. 25). Dies ist auch der Grund dafür, warum sich auf Schliffen durch verkalkten Byssus die basophilen Wurzellamellen nicht bis auf den Boden der Byssusplatte verfolgen lassen.

In diesen mehrschichtigen Byssus dringen gleichzeitig mit den obigen Vorgängen von dem Epithel der Höhlenwand aus zapfenartige Vorsprünge ein und die in diesem Epithel liegenden „Kalkkörnerzellen“ beginnen die Verkalkung des Byssus herbeizuführen. Die Höhlungen, in welchen die Zapfen stecken und die sie sich gleichsam ausgefressen haben, werden durch das kalkhaltige Material schichtweise angefüllt (Fig. 14, 15). Die Zapfen müssen sich zurückziehen; der Rückzug läßt sich immer deutlich verfolgen (Fig. 14). Durch das Eindringen der Zapfen wird die ursprüngliche, regelmäßige Schichtung des Byssus gestört und allmählich vollständig verwischt.

Junge Tiere mit noch unverkalktem Byssus besitzen die Fähigkeit, ihren Byssus abzulösen, den Ort zu wechseln und sich mit

Hilfe eines neuen Byssus wieder anzuheften. Doch kommt ein Ortswechsel unter natürlichen Verhältnissen nur selten vor. Sobald die Verkalkung begonnen hat, wird der vorhandene Byssus nicht mehr abgelöst, sondern bis zum Lebensende beibehalten. Darüber habe ich an umfangreichem Material Beobachtungen angestellt. Die Ablösung eines verkalkten Byssus erscheint auch ausgeschlossen, weil das Tier nicht mehr imstande ist, einen neuen Byssus zu bilden, da die ihm zunächst abscheidenden Drüsen eine Reduktion erfahren haben. Anomien, die ich möglichst schonend ihres Byssus beraubt hatte und mehr als 2 Monate im Aquarium lebend erhielt, bildeten in keinem einzigen Falle einen Byssus wieder. — Mit ihrem Byssus vom Untergrunde abgesprengte Tiere konnten sich durch randliche Vergrößerung der Byssusplatte wieder etwas anheften, aber nur dann, wenn die Platte dem neuen Untergrunde dicht auflag. War dies nicht der Fall, wurden z. B. Anomien mit gewölbten Unterschalen auf einen ebenen Boden gelegt, so konnte sich das Tier nicht mehr festheften. Bei solchen Tieren kann aber beobachtet werden, daß der Unterschale längs des Byssusausschnitts ein Kragen aus Schalensubstanz aufgesetzt wird; in einigen Fällen reichte er bis zum Boden, eine dünnwandige Röhre bildend; er scheint die Aufgabe zu haben, die Öffnung unzugänglich zu machen. — Diese Unfähigkeit der Wiederanheftung spricht auch für die dauernd festsitzende Lebensweise.

Anhang.

Aenigma aenigmatica CHEMN.

Der Byssusapparat dieser tropischen *Anomia*-Art ist kürzlich von BOURNE untersucht worden. Der Byssus ist nicht verkalkt; eine eingehendere Beschreibung desselben fehlt leider. — Der „Fuß“ entbehrt des Trichters; er endet zugespitzt und trägt einen kleinen schmalen Tentakel. — Die Muskulatur ist wohl nicht zutreffend bezeichnet worden. Es soll nämlich ein vorderer und ein hinterer Fußretractor und nur ein Byssusmuskel vorhanden sein und außerdem soll dieser Byssusmuskel dem rechten und dem linken Byssusretractor symmetrischer Lamellibranchiaten entsprechen (vgl. dagegen *Anomia* S. 518—521).

Die Höhle enthält über 20 Falten (lamellae). „These lamellae form the byssus gland“. Die Byssuslamellen werden „secreted by the epithelial cells (?) covering the ridges of the byssus gland“. Die äußern Enden der Byssuslamellen sind zu einer Platte vereinigt, welche „increases in thickness by the addition of material secreted by the large glandular cells

on the edges of the laminae“. Die Falten sollen nicht überall bewimpert sein: die Wimpern sind „present, where the secretory activity is in abeyance, but absent, where it is still in progress“. Außerdem hält BOURNE die Wimpern für unbeweglich und an dem Festhalten des Byssus für beteiligt.

Mucindrüsen finden sich im „Fuß“ und in den Lippen der Byssushöhle. Sie dringen nie in die Falten ein und es ist unmöglich, sie mit den Byssusdrüsen zu verwechseln. Letztere „break up“ bei der Secretion; es finden sich „no definite ducts“.

VI. *Mytilidae*.

In dieser Familie hat der Byssusapparat seine feinste Gliederung erfahren. *Mytilus* steht an höchster Stelle, es folgt *Modiola* und dann *Lithophagus*. *Modiolaria* steht weiter ab und zeigt besondere Verhältnisse. Der Bau ihrer Byssushöhle und die Topographie ihrer Höhlendrüsen zeigt auffallende Ähnlichkeit mit den bei Arciden, insbesondere bei *Arca barbata* L. beschriebenen Zuständen.

Zur Morphologie des Mytilidenfußes.

Der Byssusapparat zeigt bei allen Mytiliden eine scharfe Sondernung in einen vordern und einen hintern Abschnitt, die sich zwar schon in andern Familien angedeutet, aber erst hier deutlich ausgeprägt findet. Der hintere Abschnitt dient als Träger des Byssus, der vordere als „Spinnfinger“. Beide Teile gehören dem Fuße an (Textfig. M, O—Q).

Die morphologische Bedeutung des Spinnfingers ist auch von neuern Autoren mißverstanden worden. Aus dem Verhalten der Muskulatur und auch durch Vergleiche mit andern byssiferen Muscheln (s. Vergl. Teil) ergibt sich nämlich, daß der Spinnfinger der Mytiliden nicht vollständig dem als Fuß bezeichneten Körperteile anderer Lamellibranchiaten entspricht und daher nicht, wie es TULLBERG, CATTIE, LIST (1902) u. A. tun, als Fuß bezeichnet werden darf, sondern daß er nur einen Teil desselben darstellt. Seine Deutung findet sich nirgends klar ausgedrückt; alle die vielen Namen, welche ihm beigelegt wurden, lassen eine solche vermissen. Sie nehmen entweder nur auf seine Gestalt oder auf seine Verwendung Rücksicht. So bezeichnet ihn einerseits POLI als „ligula“, A. MÜLLER als „zungenförmigen Muskel“, BARROIS als „muscle linguiforme“ und BOUTAN als „languette pédiuse“, andererseits RÉAUMUR als „filière“ und CARRIÈRE als „Spinnfinger“. Letztere Bezeichnung habe ich, wo es nur auf seine Gestalt und Funktion ankommt, beibehalten. Der

Deutung, die ihm CARRIÈRE (p. 62, Anm.) gibt, stimme ich jedoch damit nicht bei: „Ich gebrauche diesen Ausdruck für den Fuss, wenn er so frei vom Körper absteht, wie bei *Mytilus*.“

In morphologischer Beziehung und mit besonderer Berücksichtigung der nur ihm zukommenden Muskeln schlage ich die Bezeichnung Vorderfuß (Propodium) vor.

1. *Mytilus galloprovincialis* LAM. und *Mytilus edulis* L.

Sie zeigen so unbedeutende Verschiedenheiten, daß sie gemeinsam beschrieben werden können.

Der Vorderfuß ist langgestreckt, dorsoventral abgeplattet und vorn zugespitzt, also zungenähnlich (Textfig. M). Seine Spitze ist löffelförmig gewölbt; sie entspricht dem Trichter anderer Formen. Auf seiner Unterseite verläuft eine Rinne, die vorn mit einer queren Spalte beginnt und hinten in die Byssushöhle ausläuft. Die Querspalte führt in eine Grube, in der sich schon mit einer guten Lupe eine größere Anzahl rundlicher, in einer Reihe angeordneter Öffnungen beobachten läßt. A. MÜLLER, der sie zum erstenmal angibt, zählte 7 Öffnungen; diese Zahl ist aber nicht konstant, öfter habe ich mehr Öffnungen gesehen. Sie führen in enge Kanäle, welche in gewundenem Verlaufe nach hinten ziehen und verschiedene Länge aufweisen. Die längsten reichen etwa bis zur Mitte des Spinnfingers.

Das Vorhandensein der 7 Öffnungen A. MÜLLER's ist von spätern Untersuchern nicht bestätigt worden. CARRIÈRE sah wohl die „Schläuche“, aber nicht ihre Öffnungen, ebenso TULLBERG (p. 1 und 6): „Es dürfte unmöglich sein, die Mündungen der obigen Schläuche . . . mit Lupe zu rechnen.“

Die Byssusrinne, welche den ganzen Vorderfuß gleichartig durchsetzt, wird durch seitliche Vorsprünge in einen äußern und einen innern Teil gesondert. Der innere Teil ist erweitert, von rundlichem Querschnitte, zeigt aber meist Einbuchtungen (Fig. 67, 69), die Kontraktionserscheinungen sind. Gegen die Byssushöhle wölben sich die Lippen der Rinne empor und bilden eine Byssusscheide, die, wie allgemein bei den Mytiliden, nicht stark entwickelt ist, der aber doch, wie ich zeigen werde, eine große Bedeutung zukommt.

Die Rinne fällt steil in die Höhle hinab. Die Höhle ist sehr umfangreich und erstreckt sich weit nach oben und hinten. Auf Frontalschnitten zeigt sie ovale Umriss (Fig. 69). Gegen ihren Ausgang zu verengert sie sich trichterförmig (Textfig. M, Fig. 71). Sie wird durch sehr zahlreiche, dünne Falten in schmale Fächer geteilt. Die

Anordnung der Falten ergibt sich aus Fig. 69, 70 und 71; im wesentlichen stehen sie in der Längsrichtung des Fußes und konvergieren gegen die Höhlenöffnung. Im untersten Teile der Höhle lösen sie sich von deren Wand ab und hängen frei in die Byssusscheide hinein. Letztere zeigt runden Querschnitt und ist viel enger als die Höhle (Fig. 68).

Die Zahl der Falten nimmt mit dem Alter der Tiere zu. Bei ausgewachsenen Exemplaren schwankt sie zwischen 40 und 70. Die mittlern Falten sind die größten und ältesten.

Muskulatur (Textfig. M). Die hochdifferenzierte Ausbildung des Apparats zeigt sich auch in seiner Muskulatur. Wie bei andern symmetrischen Byssiferen finden sich paarige vordere und hintere Fußretractoren. Während aber die vordern Retractoren (*r. b. a.*), die sich bei dem vordern, schwachen Adductor (*A. a.*) inserieren, nur einfache Muskelbündel darstellen, sind die hintern in zahlreiche Bündel

Fig. M.

Mytilus edulis L. Nat. Größe.

gespalten, die auf der Schale getrennte Muskeleindrücke hervorrufen, welche vor denen des hintern kräftigen Adductors liegen. Die einzelnen Muskelbündel lassen sich bis zur Byssushöhle getrennt verfolgen und bilden jederseits 2, meist aus je 3 Bündeln bestehende Gruppen, von denen die eine von hinten, die andere von oben an die Höhle ansetzt. Sie dienen zur Befestigung des Tieres am Byssus, stellen also Byssusmuskeln dar und zwar kann die hintere Gruppe als *Musculus byssus posterior* (*r. b. p.*), die obere als *Musculus byssus superior* (*r. b. s.*) zusammengefaßt werden, eine Unterscheidung, die für *Mytilus* vielleicht überflüssig erscheinen mag, aber durch die bei *Modiolaria* (s. S. 553) noch weiter fortgeschrittene Trennung doch gerechtfertigt wird. Beide Gruppen zusammen sind, worauf nochmals hin-

gewiesen sein soll, den *Retractores pedis posteriores* anderer Lamellibranchiaten homolog.

Die *Retractores pedis anteriores*, die von vorn an die Höhle herantreten, dienen auch nur als Byssusmuskeln (*Musculus byssus anterior*). Zu diesen Muskeln kommt noch, wie schon angedeutet, ein nur bei Mytiliden ausgebildetes Muskelpaar (*r. pr.*), das ausschließlich dem Propodium angehört und im Zusammenhang mit einer von ihm übernommenen wichtigen Rolle bei der Byssusbildung entstanden ist. Bei *Mytilus* ist es am mächtigsten ausgebildet; bei den andern Mytiliden findet es sich auf verschiedenen Stufen geringerer Entwicklung. Es ist als *Musculus propedis* zu bezeichnen. Sein Verlauf ist aus Textfig. M zu ersehen.

Der Ausbildung dieses Muskels ist vor allem die große, allseitige Beweglichkeit des Spinnfingers zuzuschreiben, die auch dadurch erleichtert wird, daß derselbe nur durch wenige Muskelfasern mit der äußern Wand der Byssushöhle und Byssusscheide verbunden ist.

Die von mir gegebene Auffassung der Muskelverhältnisse weicht von allen seitherigen mehr oder weniger ab. Die wichtigsten habe ich in folgender Übersicht vergleichbar angeordnet:

SABATIER (1877)	Musc. rétract. antér. du pied	Muscles du byssus	Musc. rétract. post. du pied
PURDIE (1887)	anterior retractors of the byssus	middle and posterior retractors of the byssus	retractors of the foot
KELLOGG (1892)	anterior foot- (byssus-) retractors	byssus muscles	posterior foot- retractors
LIST (1900)	vordere Byssus- retractoren	hintere Byssus- retractoren	Fußretractoren
SEYDEL	Retractores pedis (byssus) anteriores	Retractores pedis (byssus) posteriores	Retractores propedis

Aus der Zusammenstellung geht vor allem hervor, daß die Beziehungen zwischen Fuß- und Byssusapparat seither nicht richtig erkannt und ausgedrückt wurden. Ausnahmslos wird nur der Vorderfuß als „Fuß“ und seine Muskeln als „Fuß“-Retractoren anerkannt und den nicht in den „Fuß“ gehenden Byssusmuskeln gegenübergestellt. LIST (1902) spricht dies sehr deutlich aus (p. 166): „Auch hier (*Lithophagus*) stehen die Byssusretractoren in keiner Beziehung zum Fuß.“

Drüsen. 1. Auf der Oberfläche des Spinnfingers, am zahlreichsten auf der Rinnenseite, finden sich gewöhnliche Mucindrüsen (*p. M.*, Fig. 65—67). Sie liegen auch in der Wand des äußern Teiles der Rinne. Im Trichter sind sie in dichter Lage vorhanden; die Trichterdrüsen von *Mytilus* weichen also nicht, wie bei manchen andern Formen (*Lima*, *Pecten* usw.), von den peripheren Mucindrüsen ab.

2. Außerdem münden auf der Oberfläche des Spinnfingers und zwar im wesentlichen nur auf einer Dorsalseite Drüsenzellen aus von ähnlicher Gestalt wie die eben erwähnten Mucindrüsen, deren Granula sich aber acidophil verhalten. Da sich das acidophile Secret neben dem basophilen bis auf die Oberfläche des Fußes verfolgen läßt, so wird es sich nicht um Secretionsstadien der peripheren Mucindrüsen handeln, sondern um eine besondere Drüsenart. Hierfür sprechen auch die Befunde bei andern Mytiliden.

Im Innern des Spinnfingers zieht der Rinne entlang ein mächtiger Drüsenkomplex, der aus färberisch sich verschieden verhaltenden Drüsengruppen zusammengesetzt ist. Es ist schon des öftern darüber gestritten worden, ob es sich hierbei um verschiedene Drüsenarten (TULLBERG's grüne und weiße Drüse) oder nur um eine Drüse handle, deren Teile sich auf verschiedenen Secretionsstadien befinden (BARROIS, CARRIÈRE, CATTIE). Da die sich färberisch verschieden verhaltenden Drüsen auch stets eine ganz bestimmte Lage und Ausmündungsstelle haben, so sollen sie im Folgenden getrennt beschrieben werden.

3. Den innern, erweiterten Teil der Rinne umgebend und in diesen einmündend, finden sich große Drüsenhaufen, die durch T.-Tr. rot gefärbt werden und durch diese Färbung von den andern sie umgebenden und durchsetzenden Drüsen leicht und scharf unterschieden werden können. Sie entsprechen den weißen Drüsen TULLBERG's (*f. a. R.*, Fig. 67). Sie setzen sich auch auf die Höhle fort und umziehen diese vollständig; finden sie sich auch noch hinter ihr in dichter Lage, was bei den homologen Drüsen anderer Byssiferen nicht der Fall zu sein pflegte. Über der Höhle finden sie sich nur in geringer Zahl. Sie münden in die Winkel ein, welche die Falten mit der Höhlenwand bilden und sollen als acidophile Höhlenwanddrüsen (*a. H.*, Fig. 68—71) bezeichnet werden. Ihre Verbreitung und ihr Einmünden in die Fächer wird am besten auf Frontalschnitten (Fig. 69) erkannt. Querschnitte durch die Höhle geben kein anschauliches Bild von ihrer Beteiligung an der Byssus-

bildung (Fig. 71. vgl. hierzu Fig. 69); dies bestätigen auch die Irrtümer früherer Autoren.

Die Höhlenwanddrüsen reichen bis in die Byssusscheide herab und finden sich in deren Wand im ganzen Umfange (Fig. 68), eine Verteilung, die für die Form des Byssus von Bedeutung ist.

Alle diese in die Rinne, in die Fächer der Höhle und auf der Innenwand der Byssusscheide ausmündenden Drüsenzellen sind von birnförmiger Gestalt und besitzen lange, dünne Ausführungsgänge, die an secretleeren Zellen deutlich beobachtet werden können. Der Kern ist relativ groß, kuglig und mit einem großen Nucleolus versehen. Ihr Inhalt ist körnig; die Granula färben sich mit Orange G-Hämatoxylin bräunlich, nie rein gelb. Die Höhlenwanddrüsen sind etwas feinkörniger und weniger acidophil als die Rinnendrüsen.

4. Im vordern Teile der Rinne, in der Umgebung der Querspalte und von hier aus längs der Kanäle hinziehend und mit diesen zwischen die zuvor beschriebenen Rinnendrüsen eindringend, finden sich schon in frischem Zustande anders erscheinende Drüsen, die im Folgenden als Kanaldrüsen bezeichnet werden sollen (*K. Dr.*, Fig. 66, 67). Sie münden in die Kanäle und in die unter der Querspalte befindliche Grube ein. Durch ihr färberisches Verhalten lassen sie sich gut von den unter (3) genannten Rinnendrüsen abgrenzen: mit Orange G-Hämatoxylin färben sich ihre Granula, die außerdem stets größer als die der Rinnendrüsen (3) sind, glänzend goldgelb und mit T.-Tr. nicht rot, sondern (durch die Pikrinsäure) ebenfalls gelb. Auch ihr Kern ist größer und mit größerem Nucleolus versehen.

5. Ähnliche grobkörnige und mit T.-Tr. sich gelb färbende Granula enthaltende Drüsen ziehen auch von der Rinnengrube aus in dünner Schicht längs der Rinne hin, nach außen von den mit T.-Tr. rot gefärbten Rinnendrüsen gelegen. Sie bilden zusammen mit den Kanaldrüsen TULLBERG's grünliche Drüse. Durch ihre Anwesenheit verliert die acidophile Rinnendrüse (3) ihren einheitlichen Charakter und es ist an ihr ein innerer, feinkörniger und ein oberflächlich gelegener, grobkörniger Teil zu unterscheiden. Die grobkörnige acidophile Rinnendrüse (*gr. a. R.*, Fig. 67), nimmt gegen die Höhle zu an Umfang ab und hört vor ihr auf. Sie mündet im Gegensatz zu der feinkörnigen acidophilen Rinnendrüse (3) nur auf einem kleinen Bezirk in den innern Teil der Rinne ein.

6. In den dünnen Falten der Byssushöhle liegen spärlich verteilt

Drüsenzellen von langgestreckter Gestalt, die zwischen den Epithelzellen der Falten in die Fächer ausmünden (Fig. 24, 69). Sie sind kleiner als die acidophilen Höhlenwanddrüsen und noch feinkörniger. Mit HEIDENHAIN's Eisenhämatoxylin lassen sich ihre kleinen Granula scharf darstellen. Mit Orange G-Hämatoxylin zeigen sie in der Regel einen bräunlichen Farbenton, mit T.-Tr. werden sie rosenrot gefärbt. Nach ihrer Lage sollen sie als Faltendrüsen bezeichnet werden. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß sie nur eine Modifikation der acidophilen Höhlenwanddrüsen darstellen.

7. Bei Färbung mit Orange G-Hämatoxylin sieht man ferner zerstreut zwischen den hinter der Höhle gelegenen gelben Drüsenmassen auch blaufärbte Zellen. Es gelang mir festzustellen, daß letztere mit ihrem langen, dünnen Hals den hintern Winkeln der Byssusfächer zustreben und in diese ihr Secret ergießen (*b. H*, Fig. 69—71). Dasselbe färbt sich mit Thionin rotviolett und läßt sich dadurch von dem der acidophilen Höhlenwanddrüsen scharf trennen. Ohne Zweifel hat man es hier mit den auch andern Byssiferen zukommenden basophilen Höhlendrüsen zu tun. Im Vergleiche mit den zuvor beschriebenen Arten sind sie aber sehr spärlich vorhanden. In der Hauptsache liegen sie hinter der Byssushöhle, dehnen sich aber auch noch auf die Decke der Höhle aus. — Bei jungen Tieren schienen sie mir besser entwickelt zu sein. — Bei *Mytilus galloprovincialis* sind sie zahlreicher vorhanden als bei *Mytilus edulis*. — Über ihr Vorhandensein finden sich in der Literatur keine Angaben.

8. Endlich sind noch 2 kleine Drüsenbänder zu erwähnen, die außerhalb der grobkörnigen acidophilen Rinnendrüsen liegen und die basophiles Verhalten zeigen (*b. R*, Fig. 67, 69). Sie münden vor allem auf den beiden Vorsprüngen aus, welche den innern Teil der Rinne von dem äußern trennen und welche während des Verschlusses der Rinne bei einer Fadenbildung aufeinandergelegt werden. Ihr Secret fließt nicht in den innern Teil der Rinne, sondern es hat die Aufgabe, die miteinander in Berührung kommenden Partien der Rinnenseitenwände zu schützen. Es gibt mit Thionin Schleimfärbung. Von den unter (1) genannten, teilweise auch in den äußern Teil der Rinne einmündenden Drüsen weichen sie durch ihre Lage und ihr engbegrenztes Ausmündungsgebiet ab. Auch in der Struktur finden sich kleine Unterschiede.

Historisches. Schon RÉAUMUR (1730) fand die Höhle umgeben „de diverses parties glandulaires“. — Auch CUVIER (1805) erwähnt Drüsen im Fuß. — A. MÜLLER (1837) betrachtet die 7 Öffnungen im

Grunde der Querspalte als die Öffnungen der Ausführungsgänge der im „zungenförmigen Muskel“ liegenden „glandula byssipara“. — TULLBERG (1877) hat die Drüsen eingehender untersucht und kam zur Unterscheidung einer grünen und weißen Drüse. „Doch“, schreibt er, „findet sich keine recht starke Grenze, weil da, wo sie zusammenstossen, weisse und grünliche Theilchen unter einander gemischt sind.“ In den Falten der Höhle beobachtete er „drüsenartige Bildungen“, konnte aber ihre Mündungen nicht finden. — Nach CARRIÈRE (1882) stellen die grünen und weißen Drüsen TULLBERG's nur Secretionsstadien einer einzigen Drüse dar. Die Falten-drüsen erwähnt er nicht. In der Umgebung der Höhle sollen die Drüsen „ihrer grösseren Masse nach ventral von der Höhle, nur vereinzelt lateral oder dorsal derselben“ liegen „und begleiten . . ., dieselbe nicht bis zu ihrem Ende, wie es nach TULLBERG's Zeichnung den Anschein hat. Ein Einmünden derselben in die Byssusfächer konnte ich nicht wahrnehmen“ (!). — BARROIS (1885) findet den ganzen untern Teil der Byssushöhle von Drüsen umgeben und betrachtet dieselben als Fortsetzungen der Rinnen-drüsen; aber wie CARRIÈRE hat er sie nicht in die Fächer ausmünden sehen. Außerdem gibt er zwischen den Byssusmuskeln liegende Drüsen an, die er in die Fächer ausmünden sah. — CATTIE (1886) bestätigt die Ansicht von CARRIÈRE, daß die grünen und weißen Drüsen „sont de la même nature“. Nur die in der Fußspitze gelegenen, von CARRIÈRE für „Schleimdrüsen“ gehaltenen Drüsenzellen unterscheidet er von den vorigen.

Epithelverhältnisse. Die ganze Oberfläche des Spinnfingers und der Byssusscheide trägt einfaches Wimperepithel. Zwischen den Wimpern ragen längere, steife Sinnesborsten hervor, am häufigsten in der Fußspitze.

Auch der äußere Teil der Rinne trägt gewöhnliches Wimperepithel; im innern erweiterten Teile finden sich dagegen abweichende Verhältnisse (Fig. 73). Die Zellkörper lassen sich nicht mehr deutlich voneinander abgrenzen; ihre ovalen Kerne sind mehr oder weniger in die Tiefe gerückt, sie liegen nicht regelmäßig in einer Reihe angeordnet. Die Zellen sind hoch und schmal und durch Interzellularen voneinander getrennt. Sie tragen lange, kräftige Wimpern, die in pinselförmigen Gruppen, von denen jede einer Zelle angehört, zusammenstehen und sich von ziemlich groben Basalkörperchen erheben. Eine Basalmembran findet sich nicht ausgeprägt. Das Zellplasma ist deutlich längsfasrig. — Diese Veränderungen stehen ohne Zweifel im Zusammenhange mit den zahlreichen zwischen diesen Epithelzellen sich hindurchdrängenden Drüsenausführungsgängen und der auf ihrer Oberfläche erfolgenden Byssusbildung. — Ähnlich modifiziertes Epithel findet sich auch in den Winkeln der Fächer der Höhle (Fig. 72), in welche ähnliche Drüsen ausmünden.

Auf der ganzen Oberfläche der Höhlenfalten (Fig. 24) findet sich wimpertragendes Epithel. Die Wimpern sind sehr kurz ($1-2\ \mu$), lassen sich aber an lebendem Material durch ihre Bewegung sicher erkennen. Sie sitzen sehr feinen Basalkörperchen auf, die sich mit HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin deutlich darstellen lassen. Die Epithelzellen selbst sind groß, plattenförmig und zeigen von der Fläche betrachtet unregelmäßig wellig gebogene Umrisse (Fig. 74).

Die Kanäle, welche in die unter der Querspalte liegende Grube einmünden, sind einfache Epithelschläuche und bestehen aus großen, flimmertragenden Zellen (Fig. 21). Die Flimmer sind lang und sehr zart. Häufig sind sie durch das die Kanäle anfüllende Secret verdeckt, fehlen aber nie.

Alle Wimpern des Byssusapparats, auch die im innern Teile der Rinne, in den Winkeln der Fächer und in den Kanälen flimmern; es läßt sich dies auf Schnitten durch lebendes Material leicht feststellen und damit die Ansicht, daß es sich um Secretfäden oder cuticulare Fäserchen handeln könnte, widerlegen.

TULLBERG (1877), der als Erster den Byssusapparat von *Mytilus edulis* histologisch untersuchte, behauptet, in der Höhle und in der Rinne, nur nicht in den Kanälen, Flimmerepithel gesehen zu haben. — CARRIÈRE (1882) bezweifelt aber seine Befunde und stellt fest, daß „bei genauer Betrachtung die vermeintlichen Cilien feine Streifen in der Lamelle“ sind. — Auch nach BARROIS (1885) fehlen Wimpern in der Rinne und auf den Falten. — CATTIE (1886) konnte nur in der Rinne, aber nicht in den Kanälen und nicht auf den Wänden und Falten der Byssushöhle die Wimpern wiederfinden. — Auch nach den neuesten Untersuchungen von BOUTAN (1895) sollte es sich nicht um Wimpern, sondern um Secretstäbchen handeln.

Der Byssus von *Mytilus* zeigt am ausgeprägtesten die von A. MÜLLER als Faden, Stamm, Rinde und Wurzel benannten und von ihm zu einer Systematik der mannigfaltigen Byssusgebilde benutzten Teile.

Die Fäden sind ziemlich grob, von rundlichem Querschnitt, seltner abgeplattet. Vorn laufen sie in eine große Haftplatte aus. Nach hinten werden sie dicker und tragen Querrunzeln. Sie stehen mit den Rindenschichten (Fig. 17 und Textfig. N), welche den Stamm konzentrisch umgeben, in Zusammenhang und lassen sich mit diesen abheben. Dabei ergibt sich, daß die Rindenschichten röhren- oder trichterförmig ineinander stecken und daß sich jede Schicht oben in einen Kranz von Fasern spaltet. Die Fasern liegen in den Fächern der Byssushöhle in bestimmter Weise in

Lamellen zusammen; die Wurzel des Stammes ist, wie A. MÜLLER sich ausgedrückt hat, lamellös. Auf Stammquerschnitten (Textfig. N) erscheinen die Lamellen innerhalb der als konzentrische Ringe sich darstellenden Rindenschichten als gekrümmte und an ihren Enden vielfach gewundene Linien, dicht zusammenliegend.

Die Wurzel des Stammes zeigt die Formen der Höhle und ist im Verhältnis zum Stamm sehr umfangreich (Fig. 17).

Schon A. MÜLLER hat diese Zusammensetzung des Stammes erkannt. Aber die von ihm allgemein zur Befestigung der „Byssusmaterie“ in der Höhle angenommene „Verbindungs materie“ konnte er „in den Lamellen ihrer Feinheit wegen nicht . . . unterscheiden, doch existiert sie ohne Zweifel auch hier“. Und in der Tat konnte ich auf dünnen, mit Thionin behandelten Stammquerschnitten zwischen den Lamellen kleine, aber durch ihre rotviolette Färbung wahrnehmbare Secretmengen erkennen, die der von A. MÜLLER gesuchten Verbindungsmaterie entsprechen dürften, wenn sie auch die ihr zugeschriebene Aufgabe nicht erfüllen.

Fig. N.

Mytilus galloprovincialis LAM.

Teil eines Querschnitts durch einen Byssusstamm.

Vergr.

Bildung des Byssus. Bei der Bildung eines Fadens werden die beiden Vorsprünge, welche den innern weitem Teil der Rinne von dem äußern trennen, aneinander gelegt, so daß der Rinnengrund zu einer Röhre abgeschlossen wird. In diese ergießen die acidophilen Rinnendrüsen ihr Secret und zwar sowohl die grobkörnigen als auch die feinkörnigen. Beider Secret fließt zur Bildung des Fadens zusammen, und ich habe vergebens versucht, festzustellen, in welchem Verhältnis die beiden Secrete an der Bildung des Fadens beteiligt sind, ob etwa, wie TULLBERG vermutete, das Secret der grobkörnigen („grünen“) Drüsen „den Faden und den nächsten Teil des Stammes, der außerhalb der Byssushöhle liegt, mit einer äußerst dünnen Hülle, die vielleicht fester ist und äußern Einflüssen besser widersteht, überzieht“. Auf jeden Fall erhält der Stamm keinen solchen Überzug, und das von TULLBERG beobachtete und zur Erhärtung seiner

Ansicht herangezogene, verschiedene färberische Verhalten der Fadenoberfläche und des Fadeninnern findet sich ähnlich bei andern Byssiferen und an allen mit dem Seewasser in Berührung gewesenen Byssusteilen und ist nur eine Wirkung desselben, worauf ich schon bei *Arca* hinwies.

Die Haftplatte der Fäden wird nur aus dem Secret der in die Grube und in die von ihr ausgehenden Kanäle einmündenden, grobkörnigen Kanaldrüsen (Fig. 21) gebildet. Aus den Kanälen wird es durch Wimperschlag in die Grube befördert und dringt dann durch die Querspalte nach außen, wobei es durch den angelegten Spinnfinger, der nach BOUTAN wie ein Sigelstock wirkt, zu der Haftplatte geformt wird.

Die Wurzel der Fäden besteht aus einem untern röhrenförmigen und einem obern in Fasern gespaltenen Teile. Ersterer wird in der Byssusscheide von den im ganzen Umfange ihrer Innenwand ausmündenden acidophilen Höhlendrüsen abgeschieden (Fig. 68). Die Fasern werden in der Höhle gebildet und zwar in den Winkeln der Fächer (Fig. 72) aus dem Secret der die ganze Höhle umgebenden acidophilen Höhlenwanddrüsen.

Der Faden und seine Wurzel werden gleichzeitig gebildet und stellen ein einheitliches Gebilde dar. Lange Zeit wurden die Fäden und der Stamm als gesonderte Bildungen angesehen, und man wollte sogar beobachtet haben, daß die Fäden durch eine besondere Manipulation des Fußes an den Stamm angeklebt würden. Dies ist nicht der Fall, sondern der Stamm kommt durch einfache Übereinanderlagerung der Wurzelteile der einzelnen Fäden zustande. Die in den Winkeln der Fächer gebildeten Wurzelfasern legen sich, ganz ähnlich wie bei *Pecten*, aufeinander und bilden in jedem Fach eine Wurzellamelle, und die in der Byssusscheide gebildeten, röhrenförmigen Wurzelteile, die Rindenschichten, umschneiden sich. Da die in den Fächern steckenden Wurzellamellen viel breiter sind als der Ausgang der Höhle, so werden sie beim Heraustreten aus den Fächern in die Byssusscheide gefaltet. Auf diese Faltung der umrindeten Wurzellamellen (Textfig. N) ist schon früher hingewiesen worden (S. 539).

Das Längenwachstum des Stammes kommt durch Übereinanderlagerung der einzelnen Fadenwurzeln zustande; bei jeder Secretion eines Fadens wird der Stamm um ein kleines Stück weiter aus der Höhle herausgeschoben. — Seine Dicke ist durch die Weite der Byssusscheide bedingt; junge *Mytilus* besitzen einen schlanken, erwachsene einen dickern Stamm.

Es muß noch auf die Verwendung des Secrets der basophilen Höhlendrüsen und der acidophilen Faltendrüsen eingegangen werden. Letztere hält BOUTAN für die eigentlichen Byssusdrüsen und glaubt, daß sie nicht nur das Secret der Wurzellamellen, sondern auch noch die Hauptmenge des die Fäden bildenden Secrets liefern! Darin hat er sich gründlich getäuscht. Die Faltendrüsen sind klein und spärlich verteilt; das wenige Secret, das sie zu liefern imstande sind, wird den Byssuslamellen aufgelagert und fließt auch in die Zwischenräume der Lamellen, aber in so unbedeutender Menge, daß es am fertigen Byssus kaum erkannt werden kann. Auf jeden Fall spielt es im Gegensatz zu den Angaben von BOUTAN eine ganz untergeordnete Rolle.

Dasselbe gilt für das Secret der basophilen Höhlendrüsen von *Mytilus edulis*, welches in die hintern und obern Winkel der Fächer fließt und die Wurzellamellen teilweise mit einem sehr dünnen Belag überzieht. Er läßt sich nicht immer auf Schnitten durch die Höhle nachweisen.

Innerhalb des Stammes findet es sich in geringer Menge zwischen den gefalteten Wurzellamellen. Zu einem Zusammenhalte der Fadenwurzeln, wie bei *Pinna*, *Pecten* u. a. genügt es nicht mehr; es ist hierzu auch überflüssig geworden, da die Fäden durch die sich innig und vollständig umfassenden, untern, röhrenförmigen Teile der Wurzeln einen andern, viel festern Zusammenschluß erfahren haben.

Historisches. An *Mytilus* sind die ältesten Beobachtungen über die Byssusbildung gemacht worden.

Nach DE HEIDE (1683) wächst der Stamm „wie eine Pflanze“, während als Stoff für die Fäden „die klebrige Materie, welche aus der Oberfläche des zungenförmigen Muskels ausschwitz“ angenommen wird. „Es ist auch nicht abgeschmackt zu sagen, dass die Fäden sich durch Anziehung von Theilchen aus dem Seewasser vergrößern.“ — RÉAUMUR (1730) betrachtet die Byssushöhle als „réservoir dans lequel s'assemble la liqueur qui forme ensuite des fils, car il est entouré de diverses parties glandulaires.“ Ein Teil des Secrets wird dem Stamm hinzugefügt, der übrige fließt in die Rinne und bildet die Fäden. — POLI (1625) tritt RÉAUMUR entgegen: „Idecirco capillamentum de quo agimus, in statu naturali et organica structura gaudere, et capillorum ritu congregare existimamus; ligulamque nihil aliud praestare posse contendimus, nisi fila indolis peculiaris ex coacto glutine compingere pro re nata, quibus per mirificana prorsus Naturae industriam, florum organicorum defectui possit quodammodo suppleri.“ — A. MÜLLER (1837) hat die längs der Rinne hinziehende Byssusdrüse gesehen und glaubt, daß sie mit 7 Öffnungen zu Beginn derselben ausmünde. Er vermutet auch, daß die Höhlenwand eine Materie abscheide, welche die Byssusmaterie mit dem Körper verbinde.

Er hat bereits erkannt, daß der Stamm durch Vereinigung der Fadenzurkeln zustande kommt. — TULLBERG (1877) gibt die Bildung des Fadens aus Drüsen an, die überall in den innern Teil der Rinne ausmünden. Er fand auch, daß die Rindenschichten des Stammes gleichzeitig mit den Fäden gebildet werden und zwar aus dem Secret gleichartiger Drüsen. Dagegen gibt er an, daß die Wurzellamellen nur von den Faltdrüsen abgeschieden werden, unabhängig von den Rindenschichten, mit denen sie erst an ihrer Grenze zusammenfließen sollen. Die von MÜLLER vermutete Verbindungsmaterie und die sie abscheidenden basophilen Höhlendrüsen fand er wie alle spätern Untersucher nicht.

CARRIÈRE (1882) „steht mit TULLBERG in Widerspruch“, indem die Byssuslamellen von den Epithelzellen der Höhlenfalten abgesondert werden sollen. Ferner soll der Stamm nur dadurch zustande kommen, daß die Byssuslamellen beim Hineinwachsen in die enge Mündung der Höhle „sich falten und umeinanderlegen, um dieselbe passieren zu können“. — „Der Faden wird in der halbmondförmigen Rinne gebildet und da dieselbe bis zur Byssushöhle reicht, direkt mit seiner Basis an letztere angeklebt werden.“

CATTIE (1886) schreibt: „La présence de cellules glandulaires dans les lamelles de la cavité byssifère identiques à celles qui se trouvent groupées autour du sillon et en continuation directe avec les dernières, prouve que la racine, le tronc et les divers fils du byssus sont d'une même origine“, geht aber auf das Zustandekommen des Stammes nicht weiter ein. Auch verwirft er die Unterscheidung einer Verbindungs- und einer Byssusmaterie.

Nach BOUTAN (1895) werden die Wurzellamellen nur von den Faltdrüsen gebildet; sie vereinigen sich zu dem Stamm, der allein dem ganzen Byssus von *Arca tetragona* homolog sein soll. „Les seuls différences . . . sont l'allongement du byssus en hauteur et l'absence d'une surface adhésive à son extrémité.“ Die Faltdrüsen sollen aber nicht nur den Stamm, sondern, indem ihr Secret in die Rinne herausfließt, auch einen Teil der Fäden bilden! „Nous devons nous représenter le filament comme issue de la glande byssogène. La matière collante sécrétée a, été injectée dans l'intervalle des lamelles, au niveau du sillon et s'est renforcée à ce niveau de la sécrétion des glandes de la paroi du sillon. L'origine du filament byssal est la glande byssogène mediane; cependant il est certain que, dans l'intérieur du sillon, les matériaux fournis par la glande byssogène sont augmentés et complétés par la sécrétion des glandes unicellulaires qui débouchent dans l'épithélium du sillon.“

Über die Anordnung der Fäden am Stamme.

Da die Byssusfäden in der vor der Höhle liegenden Rinne gebildet werden, sollte man erwarten dürfen, daß sie alle der vordern Seite des Stammes ansitzen würden. Dies ist jedoch nur selten der Fall; in der Regel findet man, daß sie abwechselnd von den sich gegenüberliegenden vordern und hintern Seiten entspringen, also zweizeilige Anordnung aufweisen. Für diese zunächst überraschende

Erscheinung haben nur A. MÜLLER, CATTIE und BOUTAN eine Erklärung zu geben versucht. — MÜLLER vermutete „eine gewaltsame Umdrehung des Tieres um die Achse des Byssus“, und CATTIE schreibt gar: „Toutefois il arrive qu'une série de fils sont attachés à un côté et une autre série au côté opposé. Un examen minutieux (?) me montrait alors que l'animal, avant de filer la seconde série, avait tordu le tronc de byssus de 180° , évidemment à la suite des circonstances imprévues, p. e. séparation violente etc.“ Am Stamme lassen sich aber weder äußerlich, noch an den eingeschlossenen Wurzellamellen Zeichen einer Drehung nachweisen. Ich kann mir auch nicht vorstellen, wie die sich häufig folgenden Drehungen überhaupt hätten vor sich gehen sollen und dann immer regelmäßig um 180° . Es läßt sich im Aquarium leicht feststellen, daß einem Stamme, der einerseits mit seiner Wurzel in den Fächern der Höhle, andererseits mit den Haftplatten zahlreicher Fäden am Grunde befestigt ist, trotzdem neue Fäden abwechselnd vorn und hinten hinzugefügt werden können, ohne daß hierbei eine Drehung stattfindet, und mit einiger Geduld läßt sich beobachten, daß der Spinnfinger bei der Anheftung derselben nicht nur vor dem Stamme, sondern auch hinter demselben austritt. Der Spinnfinger ist, wie schon erwähnt, zu allseitiger Beweglichkeit befähigt durch eigne Muskeln, die so angeordnet sind, daß er sich leicht um die Höhle drehen kann, und daher besteht die Möglichkeit, die Fäden so anzuheften, daß sie in allen Richtungen vom Stamme abgehen.

Wenn dies nicht der Fall ist und die Fäden nur vorn und hinten abgehen, so rührt es daher, daß der Spinnfinger zwischen den Schalen am leichtesten und bequemsten vor und hinter dem Stamme auszutreten vermag. Außerdem ist diese zweizeilige Anordnung der Fäden für das Tier von weiterem Vorteil. Sie erlaubt nämlich einen dichten Verschluß der Schalen, während seitlich abgehende Fäden demselben hinderlich im Wege stünden. BOUTAN fand zwar, daß sich die Rinne um den festbleibenden Byssusstamm um 180° drehen kann, gibt aber für die zweizeilige Anordnung eine andere Erklärung. Nach seiner Ansicht ist überhaupt nur diese Anordnung möglich, indem er von der unrichtigen Annahme ausgeht, daß die Hauptmenge des die Fäden bildenden Secrets von den in den Höhlenfalten gelegenen kleinen Drüsen stamme, deren Secret in die Fächer und von hier aus in die Rinne fließe, was nur möglich sei, wenn die Rinne und die Fächer sich in gleicher Richtung befinden und „il n'y a que deux points opposés par où la sécrétion

puisse sortir: d'une part dans la partie dirigée vers la bouche; d'autre part, dans la partie opposée."

Biologie. Die *Mytilus* leben gesellschaftlich zusammen, an ihren Wohnplätzen mit zahlreichen Byssusfäden festgeheftet. Sitzen sie eng beieinander, so sind sie auch gegenseitig durch Fäden verbunden. Der eingenommene Platz wird nur selten gewechselt, und dies ist für ihre Zucht und die Aufbewahrung erwachsener marktfähiger Tiere vorteilhaft.

Junge *Mytilus* sind wanderlustiger als ältere, und ins Aquarium verbracht kriechen sie, noch nicht so lichtscheu wie die erwachsenen, die nur bei Nacht oder in der Dunkelheit spinnen, auch am hellen Tage an den Glaswänden empor und heften sich an diesen so hoch an, daß sie gerade noch von Wasser bedeckt sind. Dies wird ihnen oft zum Verderben, denn sinkt der Wasserspiegel, so schließen sie nur ihre Schalen, bleiben aber haften. Das zwischen den Schalenklappen eingeschlossene Wasser erhält sie wohl einige Zeit am Leben, erreicht aber das Wasser seine frühere Höhe nicht mehr, so verenden sie. Im Freien an schattigen Plätzen halten sie die Zeit zwischen Flut und Ebbe ohne Schaden aus. An den Brandungsblöcken am Strande von Miramar habe ich in dieser Hinsicht Versuche mit *Mytilus minimus* POLI angestellt. Wurden die nur auf ihrer Schattenseite mit Muscheln besetzten Blöcke soweit zurückgeschoben, daß sie die Flut nicht mehr überspülte, oder wurden sie gedreht und die Schattenseite den sengenden Strahlen der Sonne ausgesetzt, so gingen die Tiere stets zugrunde, statt ins Wasser zurückzukehren. Derartige Beobachtungen mögen früher den Anlaß gegeben haben zu der Behauptung, daß *Mytilus* dauernd festsitze und sich von seinem Byssus nicht entfernen könne. Dies ist aber nicht der Fall. Allerdings habe ich nie beobachten können, daß außer Wasser befindliche Mytiliden sich zu einer Ortsveränderung herbeilassen, denn, um den hierzu dienenden Fuß hervortreten zu lassen, müßten die Schalen geöffnet werden, und die Tiere würden noch die letzten, an sich gehaltenen Wassermengen verlieren und sich selbst dem Erstickungstod preisgeben.

Dagegen vermögen sie unter Wasser stets Ortsveränderungen auszuführen und bewegen sich dabei sogar recht geschickt. Vorsichtig wird der dunkelbraunrot pigmentierte, abgeplattete Spinnfinger weit zwischen den Schalenklappen hervorgestreckt; seine gewölbte Spitze heftet sich fest, und durch Kontraktion seiner kräftigen Muskeln wird das Tier vorwärts gezogen. Dabei berührt die ven-

trale, rinnentragende Fläche des Spinnfingers den Boden, die Rinne wird aber nicht sohlenartig ausgebreitet und nimmt auch an der Locomotion nicht aktiv Anteil, wie es bei Gastropoden der Fall ist. Beim Emporziehen an steilen Wänden greift der Byssusapparat auf ähnliche Weise unterstützend ein, wie ich es für *Pecten* beschrieben habe.

Es ist selbstverständlich, daß vor jeder Ortsveränderung der Byssus abgelöst werden muß.

Dies hat zum erstenmal MARION DE PROCÉ (1842) festgestellt, ohne jedoch zu erfahren, „wie sie ihre Fäden löste“. Auch GOULD und später MEYER u. MÖBIUS konnten keine bestimmten Angaben machen: „Sie wandern, indem sie sich von älteren Fäden losreißen und fortschreitend neue spinnen.“ Nach LACAZE-DUTHIERS (1865) werden die Fäden mit Hilfe des „Fußes“ abgerissen: „elle passe son pied successivement entre les premiers fixés et par un mouvement brusque elle les rompt les uns après les autres et ne se trouve plus suspendue que par les derniers formés.“ Mit Ausnahme von BOUTAN haben die spätern Untersucher über die Fähigkeit und die Art der Ablösung des Byssus bei *Mytilus* nichts mitgeteilt. REICHEL kam durch Beobachtungen an *Dreissensia* zu dem Ergebnis, daß der Byssus als cuticulares Produkt anzusehen sei und daß seine Ablösung ein der Häutung bei Arthropoden analoger Vorgang sei, daß der Byssus also vollständig aus der Höhle entfernt werde. Dagegen wendet sich BOUTAN (p. 305): „Chez la Moule, le déplacement s'effectue d'ordinaire à l'aide de la rupture des filaments.“

Um nun *Mytilus* bei der Ablösung ihres Byssus beobachten zu können, brachte ich sie in enge zylindrische Gläser; in solchen lösen sie zunächst auf oder nahe dem Boden den alten, vorhandenen Byssus ab und klettern dann unter mehrfacher Neubildung und jedesmaliger Wiederablösung von Byssusfäden, die an der Glaswand zurückbleiben, bis zum Rande des Glases empor. Am besten gelingen die Versuche bei frisch dem Meere entnommenen Exemplaren; Tiere, die schon längere Zeit im Aquarium gehalten wurden, sind weniger gut brauchbar. Anlaß zu dieser Wanderung wird der in den untern Schichten des Wassers eintretende Sauerstoffmangel geben. — Dabei läßt sich nun beobachten, daß die Fäden nicht einzeln nacheinander (LACAZE-DUTHIERS) oder alle gleichzeitig (BOUTAN) abgerissen werden, sondern daß der ganze Byssus einfach aus der Höhle herausgezogen wird. Auf Schnitten durch die Höhle von Tieren, die ihren Byssus eben entfernt hatten, ließen sich nie abgerissene Byssusfetzen, noch sonst irgendwelche Verletzungen nachweisen, und die an der Glaswand zurückbleibenden Byssusfäden zeigten stets eine vollkommen intakte Wurzel.

Nicht festgeheftete, aber byssustragende Muscheln können ihren Byssus nicht ohne weiteres aus der Höhle entfernen. Zunächst werden ein oder mehrere Fäden festgeheftet und dem losen Byssus hinzugefügt, dann erst kann er mit Hilfe der neuen aus der Höhle gezogen werden. Es können also nur festgeheftete Muscheln ihren Byssus ablösen, und dies hängt damit zusammen, daß die Wurzel desselben sehr umfangreich ist, während die Byssusscheide ebenso sehr eng ist. Er kann also trotz der Erschlaffung der Muskulatur nicht aus der Höhle herausfallen oder von den Wimpern herausbefördert werden. Daß er von dem Tiere ohne Verletzung herausgezogen werden kann, beruht darauf, daß die Byssusscheide sehr nachgiebige Wände besitzt und daß die breiten Wurzellamellen sehr zart und biegsam sind, so daß sie leicht faltbar sind; auch bei der Stammbildung erfahren ja die Lamellen eine starke Fältelung.

Zu der Gestalt kommt noch die kräftige Muskulatur, in welche die Höhle eingesenkt ist und durch deren Kontraktion der Byssus fest eingeklemmt werden kann, ferner die Schwellbarkeit der Falten, welche ähnlich zu wirken vermag und endlich auch die in der Wand der engen Byssusscheide verlaufenden Muskelfasern, um das Tier außerordentlich stark an seinem Byssus zu befestigen. Es gelingt nicht, den Byssus auszuziehen, ohne die Byssusmuskeln heraus- oder abzureißen. JOHNSTON (Einleitung in die Conchyliologie, 1853) berichtet, daß in Devonshire *Mytilus edulis* zum Schutze des Mörtels an in reißendem Wasser befindlichen Brücken benutzt wurde.

Wie bei den zuvor behandelten Byssiferen ist der Byssus nicht durch ein besonderes Secret („Verbindungsmaterie“ A. MÜLLER) noch durch cuticulare Bildungen (THIELE u. A.) oder durch direkt an ihn ansetzende Muskelfasern an der Höhlenwand befestigt, sondern er hängt frei in der stets und überall wimpernden Höhle.

2. *Modiola barbata* L.

Im Vergleich mit *Mytilus* ist der ganze Apparat zierlicher entwickelt. Der unpigmentierte Fuß ist kleiner und weniger stark abgeplattet. Die Rinne beginnt auch mit einer Grube, aber von dieser gehen stets nur zwei Kanäle aus (Fig. 75), die sich sehr weit nach hinten und oben bis vor die Höhle erstrecken (Fig. 76). Im hintern Teile zeigen sie gewundenen Verlauf. Sie sind weiter als bei *Mytilus*, 20—25 μ im Durchschnitt. Im übrigen ist die Rinne ähnlich ausgebildet und führt auch in eine umfangreiche, stark ge-

faltete Höhle. Die Höhle ist nicht sehr weit, aber hoch; ihre Lage wird aus Textfig. O ersichtlich.

Muskulatur. Die vordern Fußretractoren (*r. a*) sind schwächig, die hintern (*r. p*) breit und in mehrere Bündel gespalten, die sich vor dem aus zwei histologisch verschiedenen Teilen bestehenden hintern Adductor (*A. p*) inserieren. Textfig. O α zeigt den eigentümlichen Verlauf der hintern Retractoren im Kontraktionszustand, Textfig. O β in ausgedehntem Zustande, bei welchem der Byssusapparat gesenkt ist.

Fig. O.

Modiola barbata L. Byssusapparat. Nat. Größe.

α in gehobenem, β in gesenktem Zustande.

Die Retractores propedis (*r. pr*) sind weniger kräftig entwickelt als bei *Mytilus*. Selten bilden sie nur ein einfaches Muskelpaar, meist sind sie in zarte Bündel gespalten, die über die Retractores pedis posteriores verlaufen, die Schale aber nicht mehr erreichen.

Drüsen. Die peripheren Mucindrüsen nehmen in der Spitze des Spinnfingers die ganze Oberfläche ein (*p. M*, Fig. 75), später beschränken sie sich auf die Rinnenseite.

Auf der untern gewölbten Fläche der Fußspitze finden sich zwischen den gewöhnlichen peripheren Mucindrüsen andere, acidophile Drüsenzellen. Da sie mit der Byssusbildung nichts zu tun haben, soll hier nicht weiter auf sie eingegangen werden.

Getrennt von den peripheren Mucindrüsen münden jederseits in den äußern Teil der Rinne kleine Gruppen von Drüsenzellen ein, die Hämatoxylin schwach bläuen, mit Thionin aber keine rotviolette Färbung geben. Sie entsprechen wohl den für *Mytilus* beschriebenen Drüsen (8) (*b. R*, Fig. 76).

Den innern Teil der Rinne umgibt die acidophile Rinnendrüse. Ihre Zellen führen wie allgemein einen körnigen Inhalt; die Körnchen sind länglich. — Diese Drüsen setzen sich auch auf die Höhle fort und umgeben diese vorn, oben und seitlich; hinter ihr finden sie sich nur in geringer Zahl. Sie erscheinen, wie bei *Mytilus*, fein-

körniger als die acidophilen Rinnendrüsen. Innerhalb der Höhle münden sie in die Winkel der Fächer ein.

In der Umgebung der Rinnengrube (Fig. 75) finden sich andere acidophile Drüsenzellen, die mit größern, rundlichen und stärker lichtbrechenden Granula erfüllt sind. Sie ziehen auch noch eine Strecke weit längs der Rinne hin, sich zwischen die feinkörnigen, acidophilen Rinnendrüsen und die basophilen Rinnendrüsen einschiebend (*gr. a. R.* Fig. 76). Vor allem aber umgeben sie die beiden Kanäle und ziehen mit ihnen in großer Menge weit nach hinten bis vor die Höhle (Fig. 76). Während bei *Mytilus* die Kanaldrüsen und Rinnendrüsen durcheinander lagen, beginnt die Kanaldrüse von *Modiola* sich bald hinter der Rinnengrube von der Rinnendrüse zu trennen und dies um so mehr, je weiter sie gegen die Höhle vordringt. Dabei nimmt sie an Ausdehnung zu und umfaßt teilweise noch die vordern Fußretractoren und die *Retractores propedis*.

Außer durch die Lage und den Ort ihrer Ausmündung weichen diese grobkörnigen Drüsen von den feinkörnigen acidophilen Rinnendrüsen durch ihre verschiedene Färbbarkeit ab, die sich am schönsten bei Anwendung von T.-Tr. ausdrückt, wobei sich die Granula der feinkörnigen Rinnendrüsen rot, die der Kanaldrüse und grobkörnigen Rinnendrüsen gelb färben.

In den Höhlenfalten liegen wie bei *Mytilus* kleinere und feinkörnigere acidophile Drüsen.

Die basophilen Höhlendrüsen sind spärlich vorhanden. Sie münden im hintern Teile der Höhle nur in die untern Winkel der Fächer ein und zwar zunächst in die seitlichen, erst später in die mittlern. Mit Thionin zeigen sie die für Schleim charakteristische Metachromasie und lassen sich dadurch leicht zwischen den acidophilen Drüsen erkennen, zwischen denen sie sich auch in der Byssus-scheide finden.

Die für *Mytilus* eingehend beschriebenen Verhältnisse des Epithels der Kanäle, Rinne und Höhle finden sich ähnlich bei *Modiola*.

Ebenso erfolgt die Bildung des Byssus übereinstimmend.

Der Stamm des Byssus ist von gedrungener Gestalt und relativ dicker als bei *Mytilus*. Er zeigt auf Querschnitten in der Regel eine mehrschichtige Rinde und innerhalb derselben in der Längsrichtung des Fußes gestellte und gefaltete Lamellen. Trotzdem die Rindenschichten und die von ihnen eingeschlossenen Wurzellamellen dünner sind als bei *Mytilus*, ist die Rinde doch viel dicker. Dies

rührt von der dichten Aufeinanderfolge der Fäden her, die wieder zweiseitig angeordnet sind. Sie sind zarter, schmal bandförmig und vorn mit zierlicher Haftplatte versehen. — Der Schalenausschnitt ist nicht weit genug, um auch den dicken Stamm austreten lassen zu können; er wird meist abgequetscht, sein unteres Ende erscheint dann breitgedrückt und wie „abgefressen“.

CARRIÈRE hat *Modiola philippinensis* untersucht. Er fand nur eine „aus hellen und grünlichen Zellen gemischte Drüse“.

3. *Lithophagus lithophagus* L.

Der Spinnfinger ist viel kürzer als bei *Mytilus*, zeigt aber eine ähnliche abgeplattete, zungenförmige Gestalt (Textfig. P). Seine Spitze ist gewölbt und von dem die kleine Querspalte tragenden Teile durch eine Anschwellung abgesetzt. Zunächst ist die Rinne einfach spaltförmig; später läßt sie einen innern und äußern Teil unterscheiden (Fig. 77). Zu Beginn der Rinne ausmündende Kanäle fehlen.

Fig. P.

Lithophagus lith. L. Nat. Größe.

Die Byssusscheide ist kurz, die Höhle niedrig, aber breit. Sie dehnt sich so weit nach vorn aus, daß auf Querschnitten durch den hintern Teil des Spinnfingers auch die Höhle angeschnitten wird. Nach hinten wird sie zweiteilig, indem die mittlern Fächer, die früher beginnen, auch früher aufhören als die seitlichen (Fig. 18). Die Höhlenfalten sind niedrig, die mittlern nur $\frac{1}{2}$ mm hoch.

Muskulatur (Textfig. P). Die vordern schmalen und die hintern breiten Byssus-(Fuß-)Retractoren treten unter stumpfem Winkel an die Byssushöhle heran. Die hintern Muskeln sind nicht, wie bei *Mytilus* und *Modiola*, in Bündel getrennt. Die Retractores propredis (*r. pr.*) sind zarte Muskeln, die vom Spinnfinger aus im

Bogen nach oben und hinten zu ihrer Ansatzstelle bei den hintern Fußretractoren verlaufen.

Drüsen. 1. Periphere Mucindrüsen finden sich zunächst ventral und lateral, später nur noch auf der Rinnenseite.

2. Im ganzen Umfang des Vorderfußes münden acidophile, körnige Drüsenzellen aus. Dorsal sind sie allein vorhanden, im Trichter münden sie gemeinsam mit den peripheren Mucindrüsen aus. Sie entsprechen den Drüsen (2) von *Mytilus*, zeigen aber eine ausge dehntere Verbreitung.

3. Außerdem finden sich im vordern Teile des Fußes noch 2 besondere, in den abgeplatteten Seitenwänden liegende, acidophile Drüsengruppen (*S. Dr*, Fig. 77), die den andern Mytiliden nicht zukommen.

4. Längs der Rinne hinziehend und in ihren äußern Teil ausmündend finden sich 2 Bänder basophiler Drüsenzellen (*b. R*, Fig. 77, 78), die den basophilen Rinnendrüsen anderer Arten entsprechen.

5. Der innere Teil der Rinne wird von den acidophilen Rinnendrüsen (*a. R*, Fig. 77, 78) umgeben. Sie sind weniger mächtig entwickelt als bei *Mytilus* und *Modiola*, haben auch weniger Fäden zu bilden. Sie setzen sich auch auf die Höhle fort und liegen mit ihrer Hauptmasse vor derselben (*a. H*, Fig. 78). Sie münden in die vordern und obern Winkel der Fächer ein. In der Byssusscheide (*a. H*, Fig. 78) finden sie sich im ganzen Umfange.

6. In den Falten finden sich nur sehr wenige, langgestreckte Drüsenzellen mit feinkörnigem, acidophilem Inhalt. Am leichtesten und häufigsten lassen sie sich in den untern Enden der Falten beobachten.

7. Im vordern Teile der Rinne, solange diese nur einfach spaltförmig ist, finden sich acidophile Drüsenzellen, die grobkörniger und stärker lichtbrechend sind als die übrigen Rinnendrüsen und mit T.-Tr. eine gelbe statt einer roten Färbung zeigen (*a. R₁*, Fig. 77). Sie vertreten die Kanaldrüsen von *Mytilus* und *Modiola* und ziehen sich auch noch eine Strecke weit als grobkörnige acidophile Rinnendrüsen längs der Rinne hin.

8. Die basophilen Höhlendrüsen sind bis auf wenige kümmerliche Reste verschwunden, die sich zwischen den acidophilen Drüsen im hintern, untern Teile der Höhle finden und durch ihre rotviolette Färbung mit Thionin erkannt werden können. Bei ältern Exemplaren fehlen sie meist vollständig.

Alle an der Byssusbildung beteiligten Drüsen (5—8) zeigen eine geringere Entfaltung als bei den zuvor beschriebenen Mytiliden. Dies hängt ohne Zweifel mit der durch die Lebensweise von *Lithophagus* bedingten geringern Inanspruchnahme des Byssusapparats zusammen.

LEYDIG (1854) hat in die Rinne einmündende Drüsen gesehen, die nicht einfach sein sollen, „sondern das blinde Ende erweitert sich zu mehreren grösseren und kleineren Ausbuchtungen“. — CARRIÈRE (1885) gibt nur eine die Rinne und die Höhle umgebende Drüsenart an.

Die Höhle und die Rinne ist mit Wimperepithel ausgekleidet, die Wimpern fehlen an keiner Stelle. Nach CARRIÈRE sollten die Byssusfächer nur „an den innern Teilen, bis zu welchen sich die Byssuslamellen nicht erstrecken, mit Flimmerepithel ausgekleidet“ sein. — Im Ausmündungsbereich der acidophilen Rinnendrüsen zeigt das Epithel auch die für *Mytilus* angegebene Modifikation.

Der Byssus sieht büschelförmig aus. Die Fäden stellen ziemlich breite Bänder dar, sind kurz und von bräunlicher Farbe. Die Haftplatte ist klein. Der durch Zusammenlagerung der Fadenwurzeln zustande kommende Stamm ist kurz; es fehlt ihm das starke Längenwachstum, wie es in hervorragendem Maße bei *Mytilus* und beschränkter bei *Modiola* vorkommt; er wächst im wesentlichen nur in die Dicke und zwar durch Auflagerung von Schichten, die von dem Secret der in der Wand der Byssusscheide liegenden acidophilen Drüsen gebildet werden und den Rindenschichten von *Mytilus* und *Modiola* vergleichbar sind; aber auf Querschnitten durch den Stamm von *Lithophagus* erhält man andere Bilder: die bei *Mytilus* und *Modiola* im Innern des Stammes sich findenden Lamellen fehlen, der Stamm besteht also nur aus Rindenschichten (Fig. 78 B. st). Die regelmäßige konzentrische Schichtung des Stammes wird nur in der Mitte durch die zerknitterten Wurzeln der ersten Fäden gestört.

Dadurch, daß jeder neue Faden mit seiner Wurzel alle vorhandenen Fadenwurzeln vollständig umschließt, kommt ein fester Zusammenhalt der Fäden eines Byssus zustande, und hieraus läßt sich auch das Verschwinden der basophilen Höhlendrüsen, welche in andern Familien an dieser Aufgabe beteiligt waren, verstehen.

Durch die Lebensweise in selbstgeschaffenen Höhlungen kalkiger Gesteine können die Tiere den Fuß nur wenig zur Locomotion benützen. Doch haben sie die Fähigkeit hierzu nicht verloren; in einer dunkel gestellten Glasschale habe ich sie wiederholt den Platz wechseln sehen, an dem sie sich bereits festgesponnen

hatten. Dabei wird vor der Ortsveränderung der vorhandene Byssus stets abgelöst; auch ältere, freiliegende, byssusbesitzende Tiere können ihren Byssus ohne weiteres ablösen.

Entsprechend den engen Raumverhältnissen der Wohnhöhle ist der Fuß kurz, ebenso die Fäden und der Stamm; überhaupt lassen sich alle Eigentümlichkeiten des Byssusapparats von *Lithophagus* aus seiner besondern Lebensweise ableiten.

4. *Modiolaria marmorata* FORBES.

Ihr Byssusapparat weicht in vielen Punkten von dem anderer Mytiliden ab. — *Modiolaria* findet man eingeschlossen in den Mantel von Ascidien, seltner frei. Durch einen feinen Spalt auf der Ventralseite der rundlichen, dünnwandigen Schalen treten zahlreiche zarte Fäden aus, mit denen sie an der Wand ihres Wohnraumes oder an Fremdkörpern befestigt ist.

Fig. Q.

Modiolaria marmorata L. 3:1.

Außerlich bietet der Fuß nichts besonders Bemerkenswertes (Textfig. Q). Der Vorderfluß ist schlank, dorsoventral abgeplattet und stark verlängerbar. Die Rinne, welche mit einer kleinen Querspalte beginnt, ist nicht sehr tief eingesenkt; ihr innerer Teil ist halbkreisförmig erweitert (Fig. 79, 80). Dagegen zeigt die Höhle eine von den übrigen Mytiliden abweichende Fächerung (Fig. 79—82), indem nur die 3 mittlern, größten Falten vollkommen in der Längsrichtung des Fußes verlaufen, während die andern, links und rechts von ihnen befindlichen, schief stehen und sich überdecken, wie bei *Arca barbata*. Die Falten und die zwischen ihnen liegenden Fächer sind sehr schmal. Die beiden mittlern Fächer sind hinten wenig, vorn auffallend stark erweitert (Fig. 81, 82).

Muskulatur (Textfig. Q). Die vordern Fußretractoren (*r. a*) sind dünne, einfache Bündel; die hintern Fußretractoren haben sich in mehrere Bündel aufgelöst, von denen nur das hinterste Paar (*r. b. p*) in leichtem Schwung nach hinten zieht, um sich kurz vor dem Adductor posterior (*A. p*) an die Schale anzuheften. Die übrigen Bündel ziehen, meist zu drei Gruppen vereinigt, gerade oder wenig geneigt nach oben. Sie dienen wie das vordere und das hintere Bündelpaar als Byssusmuskeln und sollen als Retractores byssus superiores (*r. b. s*) bezeichnet werden. Außerdem besitzt der sehr bewegliche Spinnfinger ein eignes Muskelpaar (*r. pr*), das schief über die Retractores byssus superiores nach oben zieht und sich dicht hinter diesen inseriert.

Drüsen (Fig. 79—82). Die peripheren Mucindrüsen (*p. M*) münden auch in den äußern Teil der Rinne ein. — Die acidophilen Rinnendrüsen (*a. R*) umgeben den innern, halbtröhrenförmigen Teil der Rinne und münden nur in diesen ein. Mit dem Beginn der Byssushöhle teilen sie sich in zwei Haufen, welche die Höhle jederseits umziehen und sie bis zu ihrem Ende begleiten (*a. H*). Dabei münden sie innerhalb der Höhle wie bei *Arca barbata* nur in die äußern erweiterten Winkel der Fächer ein, deren Epithel dadurch eine Veränderung erfährt. Die einzelnen Drüsenzellen sind birnförmig und weisen einen großen Kern mit großem Nucleolus auf. Ihr Inhalt ist körnig; die Granula der in die Rinne einmündenden Drüsenzellen sind größer als der in die Fächer der Höhle ausmündenden.

In der Umgebung der Querspalte finden sich ähnliche Drüsenzellen, die aber mit größern und stärker lichtbrechenden Körnern angefüllt sind und sich mit T.-Tr. gelb färben, während die übrigen acidophilen Rinnendrüsen rot gefärbt werden.

Auch in den Höhlenfalten finden sich acidophile Drüsen; sie sind kleiner als die in der Höhlenwand liegenden und auch feinkörniger.

Die basophilen Höhlendrüsen (*b. H*) sind reich entfaltet und finden sich in großer Ausdehnung hinter der Höhle liegend bis herab in die Byssusscheide. Im obern Teile der Höhle dringen sie zwischen den beiden schräg gestellten Faltenreihen nach vorn (Fig. 82). Dabei münden sie in die innern Winkel der Fächer ein. Die hinter der Höhle liegenden Drüsenmassen münden in den hintern erweiterten Teil der beiden mittlern Fächer ein. Ihr Inhalt bläut Hämatoxylin und gibt mit Thionin intensive Schleimfärbung. Auf dünnen Schnitten und bei starker Vergrößerung zeigt er sich aus rundlichen Körnchen zusammengesetzt.

Hierzu kommt noch eine umfangreiche, den übrigen Mytiliden

fehlende Drüsengruppe (*v. b. Dr*, Fig. 81, 82), die vor und über der Höhle, zwischen den beiden vordern Fuß-(Byssus-)Retractoren (*r. a*) gelegen ist. Sie besteht aus großen Zellen, die dicht gedrängt zusammenliegen und meist reich mit Inhalt angefüllt sind. Derselbe gibt mit Thionin blaßviolette Färbung und zeigt maschige Struktur. Er wird in die vordern, stark erweiterten Winkel der beiden mittlern Fächer ergossen, deren Epithel dadurch stark verändert ist. Die einzelnen Epithelzellen sind sehr schmal und durch Intercellularen weit voneinander gerückt. — Nur im obersten Teile der Höhle grenzt diese Drüsengruppe an die basophilen Höhlendrüsen, mit denen ich sie in Rücksicht auf ihre Lage und ihren Bau zunächst nicht für identisch erklären möchte. — THIELE hat diese Drüsengruppe zum erstenmal erwähnt und eine entsprechende bei *Avicula* gefunden.

Epithelverhältnisse. In den Fächern der Höhle zeigt das Wimperepithel ähnliche Besonderheiten wie bei *Arca barbata*. Auf der Fläche der Falten ist es niedrig und trägt feine, kurze Wimpern. In den innern Winkeln der Fächer werden die Zellen höher und tragen längere Flimmern; solche finden sich auch in den beiden mittlern erweiterten Fächern, also im ganzen Ausmündungsbezirk der basophilen Höhlendrüsen. In den äußern Winkeln erscheinen ebenfalls längere Wimpern, die einen geraden, steifen Eindruck machen, aber auch beweglich sind. — Das Epithel der Rinne zeigt eine ähnliche Beschaffenheit wie bei den übrigen Mytiliden.

Byssus. Die Fäden sind sehr fein, von schmal bandförmiger Gestalt. Gegen ihre Wurzel zu sind sie gerunzelt. Die Wurzeln sind zu einem kurzen, dicken Stamme vereinigt, der nach vorn gebogen ist. Die Wurzel des Stammes ist viel umfangreicher als der Stamm selbst. Sie ist deutlich zweiteilig, vorn und hinten mit einem Schlitz versehen. Jede Seite besteht aus zahlreichen, dünnen, sich überdeckenden Lamellen, die sich nach oben zuspitzen. Nur die mittlern stehen in der Längsrichtung, die übrigen schief (*B*, Fig. 79).

Die Wurzel zeigt große Ähnlichkeit mit derjenigen des Byssus von *Arca barbata* und wird auf ähnliche Weise gebildet aus dem Secret der nur in die äußern Winkel der Fächer einmündenden acidophilen Höhlendrüsen. Auch das Secret der basophilen Höhlendrüsen erfährt eine ähnliche Verwendung wie bei *Arca barbata*; dasjenige der besondern, vor der Höhle gelegenen, basophilen Drüsengruppe (*v. b. Dr*) fließt in die mittlern Fächer, in denen es sich stets leicht nachweisen läßt. Eine besondere Rolle scheint es bei der Byssusbildung nicht zu spielen.

Die Fäden werden in dem innern Teile der Rinne, nach dem Verschuß derselben, allein aus dem Secret der acidophilen Rinnendrüsen gebildet, ihre zierliche Haftplatte aus dem grobkörnigen Secret der in der Umgebung der Querspalte liegenden Drüsen.

VII. *Dreissensidae*.

Dreissensia polymorpha PALL.

Als einzige Süßwassermuschel mit kräftig entwickeltem Byssus hat sie zahlreiche Untersucher angelockt; doch ist noch manches hinzuzufügen und zu berichtigen geblieben.

Der vordere rinnentragende Teil des Fußes ist kurz und von dem hintern, die Byssushöhle beherbergenden nicht scharf abgesetzt wie bei den Mytiliden. Die Rinne beginnt hinter der eines Trichters entbehrenden Fußspitze mit einer kleinen Querspalte, welche in eine Grube führt, von der aus aber keine Kanäle ausgehen. Die Rinne ist spaltförmig, ihr Grund erweitert, und es lassen sich auch hier die beiden leistenartigen Vorsprünge erkennen, welche den Rinnengrund von dem äußern Teile der Rinne abgrenzen; sie sind allerdings nur wenig ausgebildet. In die Höhle hinein läßt sich die Rinne noch eine kurze Strecke weit verfolgen und hört dann inmitten einer kleinen, fast ebenen, nur wenig gefurchten Fläche auf, die schon A. MÜLLER beschrieben hat. Dieser von der Rinne durchgezogene vordere Höhlenteil kann als Byssusscheide bezeichnet werden. Die Höhle besitzt eine weite Öffnung; ihre hintere Wand erfährt beim Vorhandensein eines umfangreichen Byssus eine Ausbuchtung.

Die Byssushöhle ist tief in die Muskulatur eingesenkt. Sie zeigt nicht die feine, regelmäßige Fächerung wie bei den Mytiliden, sondern wird durch wenige, nur 8—20, aber breitere Falten in Fächer von verschiedener Weite geteilt. Die beiden mittlern sind die größten, seitlich werden sie kleiner. Sie können durch kleinere Falten noch weiter in sekundäre Fächerchen gespalten werden. Nach oben und hinten divergieren sie stark. Zunächst erheben sich die Falten frei vom Boden der Höhle, erst im hintern Teile derselben verschmilzt auch ihr unterer Rand mit der Höhlenwand.

Muskulatur. Die beiden vordern Retractoren sind lang und schmal und verlaufen von ihren Insertionsstellen neben denen des vordern, schwächern Adductors annähernd parallel zur Basis des Spinnfingers. Die hintern Retractoren stellen ihnen gegenüber sehr kräftige, breite Muskeln dar, welche jederseits einen einheitlichen

Muskeleindruck hervorrufen. Fasern von ihnen dringen in großer Zahl in die Falten der Byssushöhle ein. Bei festsitzender Lebensweise stellen beide, vor allem aber die hintern, kräftige Byssusmuskeln dar. — Dem Spinnfinger fehlen besondere Retractoren. Er ist mit den vordern und hintern Fußretractoren nur durch wenige Faserzüge verbunden.

Drüsen. In der Spitze des Spinnfingers finden sich, zunächst in dichter Lage die ganze Oberfläche einnehmend, gewöhnliche Mucindrüsen. Ventral liegen sie in größerer Menge als dorsal, wo sie bald abnehmen und gänzlich verschwinden. Auf der Rinnenseite erhalten sie sich aber bis zur Höhle.

Ähnliche Drüsen münden auch auf der innern Wand der Byssus-scheide aus; sie sind schon von HORST dort beobachtet worden.

Wie bei allen Byssiferen, so wird auch bei *Dreissensia* die Rinne von einer acidophilen Drüsenmasse umgeben, die nur in den innern Teil der Rinne ausmündet. Sie setzt sich in die Höhle hinein fort und umgibt diese vorn, oben und hinten. Im hintern Teile ist sie nur wenig ausgebildet. Sie mündet in die Winkel der Fächer aus. Auch in die Falten dringt sie ein, auf deren Oberfläche, am zahlreichsten an ihren freien Rändern, ausmündend. Die in der Wand und in den Falten der Höhle liegenden Drüsenzellen sind kleiner als die Rinnendrüsen, verhalten sich aber sonst ähnlich. Sie sind alle von birnförmiger Gestalt und ihr rundlicher Kern weist stets ein großes Kernkörperchen auf. Der Inhalt ist körnig; die Granula sind nicht rein acidophil. — Die Höhlendrüsen sind etwas feinkörniger als die Rinnendrüsen. Ihre oft recht langen Ausführgänge münden zwischen den Epithelzellen der Rinne und Höhle aus.

In der Umgebung der zu Beginn der Rinne gelegenen Grube (Fig. 54) zeigen diese Drüsen ein anderes Aussehen. Sie sind rein acidophil und erscheinen glänzend gelb. Die Zellen, ihr Kern und sein Nucleolus und besonders auch die Granula sind größer.

Basophile Höhlendrüsen konnte ich bei den mir zur Verfügung stehenden erwachsenen Exemplaren nicht auffinden. Vielleicht treten sie bei jungen Tieren noch auf, bei erwachsenen fehlen sie aber bestimmt.

REICHEL (1887, 1890) hat das Vorhandensein von byssusbildenden Drüsen bei *Dreissensia* geleugnet, trotzdem schon CARRIÈRE solche sicher nachgewiesen hatte. CARRIÈRE findet die Drüse „ihrer Hauptmasse nach zu beiden Seiten“ der Rinne, und neben den Byssusfächern „ziehen sich noch schwache Reste der Drüse eine Strecke weit hin, ohne sie ganz bis

zu ihrem Ende zu begleiten.“ — CATTIE konnte sie in den Falten und bis ans Ende der Höhle verfolgen und HORST gibt ebenfalls an, daß er „in der Nähe der Byssusfächer bis an ihre unteren Enden Drüsenzellen beobachten“ konnte.

Epithel. Alle Untersucher, die das Zustandekommen des Byssus von *Dreissensia* zu erklären versuchten, haben ausnahmslos eine Beteiligung des Epithels angenommen, und sie glaubten in der Regel, diese Behauptung mit dem vollständigen oder teilweisen Mangel von Wimpern an den in Betracht kommenden Stellen bekräftigen zu können.

Die ganze Oberfläche des Fußes und auch der äußere Teil der Rinne trägt gewöhnliches Wimperepithel: darüber war man nie im Zweifel. Auch im Grunde der Rinne und in der Höhle habe ich überall Wimperepithel gefunden; es zeigt aber dort eine andere Beschaffenheit. Dies hat zwar REICHEL erkannt; er meint jedoch, daß es sich hier gar nicht um Flimmerzellen handle, sondern daß die vermeintlichen Wimpern „in Wirklichkeit Cuticularbildungen sind und die Byssussubstanz darstellen“, und mit CARRIÈRE nimmt er an, daß die Angaben TULLBERG's über die Bewimperung der Höhle (bei *Mytilus*) „auf irrthümlicher Beobachtung“ beruhen. CARRIÈRE sah in den Byssusfächern „ganz deutlich das erhärtete Sekret dem Kern der Zellen wie eine Kappe aufsitzen“ und nimmt an, daß die Byssuslamellen entstehen, „indem die von den einzelnen, meist cylinderförmigen Epithelzellen abgesonderten Sekretfäden mit einander verschmelzen“. — HORST, der den Befund REICHEL's in Frage zieht, konnte „auf dem Boden der Rinne . . . keine Zellen, sondern nur mehrere Reihen von dicht nebeneinander liegenden Kernen unterscheiden. Dennoch wird die Epidermschicht auch hier durch eine deutliche Membran begrenzt, welche Flimmerhaare trägt“. Daß es sich wirklich um „Flimmerhaare“ handelt, dafür gibt er nicht einen einzigen Beweis, was um so notwendiger gewesen wäre, als er glaubt, daß in der Byssushöhle „die Epithelzellen als Drüsenzellen fungieren und zur Bildung der Byssuslamellen beitragen. Es war an dem freien Ende dieser Epithelzellen keine deutliche Membran wahrzunehmen und Flimmerhaare fehlen ohne Zweifel. Öfters meinte ich aber in dem obern Teile dieser Zellen eine kleine Masse Secret zu beobachten.“ — Ich werde daher auf die Epithelverhältnisse nochmals kurz einzugehen haben.

Im innern Teile der Rinne, besonders auf dem Grunde derselben, zeigt das Epithel nicht die regelmäßige Ausbildung wie im äußern

Teile und auf der übrigen Fußoberfläche. Die rundlichen oder länglich ovalen Kerne liegen nicht in gleicher Höhe und in gleichen Abständen, doch läßt sich zu jedem Kern die Epithelzelle ohne große Schwierigkeit bestimmen. Die einzelnen Zellen sind hoch und schmal und durch Intercellularen voneinander getrennt. Dadurch läßt sich ihre seitliche Begrenzung meist feststellen, dagegen fehlt eine deutliche Basalmembran. Oberflächlich besitzen sie, worauf REICHEL großen Wert legte, keine doppelte, sondern nur eine einfache Kontur. Diese läßt sich aber bei genügend starker Vergrößerung und durch Anwendung von Eisenhämatoxylin in Gruppen von Körnchen auflösen, welche nichts anderes als die Basalkörperchen der den Epithelzellen aufsitzenden Wimperbüschel darstellen. Jede Epithelzelle trägt nur wenig Wimpern, die dicht zusammenstehen, so daß es scheint, als ob die Zellen je nur „einen Fortsatz“ hätten, wie REICHEL annahm; aber daß sich die Wimpergruppen „häufig zu einer zusammenhängenden Schicht vereinigen“, wie er weiter angibt, konnte ich nie beobachten. — Volle Sicherheit, daß es sich nur um Wimpern handeln kann, erhält man durch Beobachtung von Schnitten durch lebende Tiere, auf welchen die Wimpern stets in lebhafter Bewegung sind. Das Plasma der Epithelzellen ist längstreifig; es enthält nie Einschlüsse, die an eine secretorische Funktion denken ließen.

Daß ferner die Wand der Höhle und die Oberfläche der Falten mit Wimperepithel bekleidet sind, läßt sich am einfachsten an lebendem Material feststellen. Betrachtet man eine abgeschnittene Falte von der Fläche, so erscheinen auf ihr die Epithelzellen polygonal umgrenzt und mit einem rundlichen Kern in der Mitte versehen. Auf Querschnitten erscheinen sie niedrig. Die Basalkörperchenreihe fehlt wie die ihnen aufsitzenden Wimpern niemals. Die Wimpern sind kurz, meist nur 2μ hoch. Das Zellplasma erscheint in der Regel längsfasrig; Anzeichen einer secernierenden Tätigkeit fand ich nicht. — In der Byssusscheide besteht das Epithel aus höhern, prismatischen Wimperzellen mit doppelter Kontur.

Der Byssus. Er stellt in der Regel ein dichtes Büschel grober Fäden dar, das durch einen Schlitz des geschlossenen Mantels und durch eine Spalte auf der flachen Ventralseite der dreikantigen Schalen austritt. Frische Fäden sehen hellbraun aus, ältere dunkelbraun. Vorn enden sie mit einer kleinen, unregelmäßig gebildeten Haftplatte; hinten gehen sie allmählich in die breite Wurzel über. Die Wurzel ist nicht flach, sondern wellig gekrümmt und randlich

ausgefranst. Durch Aufeinanderlagerung zahlreicher Wurzeln kommt ein kräftiger Stamm zustande, der mit seinem untern Ende aus der Höhle hervorragen kann, aber nur selten zwischen den Schalenklappen hervortritt, da er von ihnen abgequetscht wird. Von unten nach oben nimmt er, wie sich aus seiner Entstehung verstehen läßt, an Umfang zu. In der Regel ist er nicht gerade, sondern gebogen, und die Fäden gehen nur von seiner vordern, konvexen Seite aus. Sie sitzen sehr dicht aufeinander und lassen sich ohne Mühe mit ihren Wurzeln voneinander trennen. Dabei findet man, daß der ganze Stamm nur aus den Fadenwurzeln besteht. — Im Gegensatz zu den dunkeln Fäden erscheint der Stamm stets hell. — Seine Wurzellamellen sind weit auseinandergespreizt und häufig noch in sekundäre Lamellen aufgeteilt. Infolge dieser Gestalt der Wurzel und der ihr entsprechenden der Höhle bleibt der Byssus ohne jede sonstige Befestigung in derselben hängen. Außerdem kann er von den die Höhle umgebenden und in ihre Falten reichlich eindringenden Muskeln sehr fest eingeklemmt werden.

Bildung des Byssus. Der ganze Byssus wird nur aus acidophilem Secret gebildet: Die Fäden in dem innern Teile der Rinne, der bei ihrer Bildung röhrenförmig abgeschlossen wird, aus den acidophilen Rinnendrüsen; ihre Haftplatten aus dem grobkörnigern Secret der in die Rinnengrube mündenden Drüsen und ihre Wurzeln in der Höhle aus den acidophilen Höhlendrüsen. Da sich letztere im vordern Teile der Höhle nicht nur in die Winkel zwischen den Falten ergießen, sondern auch auf der ganzen Oberfläche der Falten ausmünden, so entsteht eine wellig gebogene Wurzellamelle; erst im hintern Teile der Höhle spaltet sie sich in Fasern auf.

Nach A. MÜLLER (1837) ist am Byssusstamm von *Dreissensia* eine einseitig ausgebildete Rinde zu unterscheiden. Die Schichten derselben werden von dem breiten, lamellenartigen Teile der einzelnen Fadenwurzeln gebildet.

Außerdem unterscheidet A. MÜLLER am Stamme sehr scharf seine „Verbindungsmaterie“ von der „Byssusmaterie“. Erstere soll auf Stammquerschnitten in Form dunkler, schmaler Streifen, die bisweilen darmähnliche Windungen machen, erscheinen. Nun fehlen aber bei *Dreissensia* die basophilen Höhlendrüsen, die bei andern Byssiferen ein der Verbindungsmaterie MÜLLER's entsprechendes Secret liefern, und in der Höhle münden nur acidophile Drüsen aus. Der Stamm kann also nur aus einerlei Secret bestehen. Wenn sich trotzdem dunklere und hellere Schichten folgen, die zudem noch ver-

schiedene Färbbarkeit besitzen, so ist dies dadurch zu erklären, daß das Secret unregelmäßig abgelagert worden und verquollen ist und daß die Oberfläche jeder Lage durch das sie bespülende Seewasser stärker verändert wurde als ihr innerer Teil. Durch Vergleich der fig. 4 von MÜLLER mit meinen Schnitten kann ich ziemlich sicher sagen, daß seine „dunklen Streifen“ ebenso wie ihre „hellern Einfassungen“ nur acidophile Byssussubstanz sind.

Dagegen läßt sich zwischen den vom Stamme abgehenden Fadenteilen mit Hilfe von Thionin fast immer mucinhaltiges Secret nachweisen. Dasselbe stammt von den in der Wand der Byssusscheide und im äußern Teile der Rinne liegenden Drüsenzellen her. Aber innerhalb der Schichten des Stammes fehlt solches mucinhaltiges Secret vollkommen.

Biologisches. Eine festsitzende *Dreissensia* ist imstande, sich zu befreien und ortsverändernde Bewegungen auszuführen, bei denen im wesentlichen die Spitze des Fußes mit den in ihr liegenden Schleimdrüsen beteiligt ist.

„GASSIES (1868) observed, that the animal voluntarily breaks the threads by which it has attached“ (ref. aus Zool. Record). REICHEL (1890) beobachtete dagegen, daß der Byssus vollständig abgestoßen wird, und er vergleicht seine Ablösung mit der Häutung bei Arthropoden. Er gibt an, daß im Freien bei den im Süßwasser lebenden Tieren alljährlich eine zweimalige Abstoßung stattfindet, „da die Tiere in der wärmeren Jahreszeit an der Oberfläche leben und erst mit Eintritt des Winters in die Tiefe wandern“, und nimmt an, daß die Temperatur die Ablösung bedinge. Auch durch Wasserentzug konnte REICHEL seine Exemplare im Aquarium zur Ablösung zwingen, während mir dies, wie bei *Mytilus*, nicht gelang. Erst wenn die Tiere in Fäulnis übergegangen waren, fielen sie ab. Aber vor jeder Ortsveränderung wird der Byssus einfach aus der Höhle gezogen und bleibt an der Aquariumswand befestigt zurück. Es findet also, wie auch REICHEL angibt, ein Zerreißen der Fäden nicht statt, und die spätern widersprechenden Angaben von BOUTAN (p. 305): „dans les Dreyssènes, le procédé peut être mixte; les jeunes changent de place tantôt en détruisant les filaments, tantôt en expulsant le byssus tout entier“ kann ich nicht bestätigen. — Bei der Ablösung des Byssus findet eine Verletzung der Höhlenwand und der Falten nicht statt. REICHEL gibt an, daß mit der Abstoßung „eine sonderbare Veränderung“ der Byssushöhle verbunden sei, indem die Falten eine Reduktion erfahren sollen und damit die Fächerung

der Höhle verschwinden soll. Nach eingehender Prüfung muß ich dies für unrichtig erklären; die Falten bleiben stets vollkommen erhalten, und die Höhle wird auf keine Weise vereinfacht. Dies gilt übrigens für alle von mir untersuchten Byssiferen.

Die Befestigung des Byssus in der Höhle habe ich bereits erwähnt; doch möchte ich im Gegensatz zu REICHEL noch betonen, daß der Unterschied zwischen der großen, stark divergierenden Wurzel eines kräftig entwickelten Byssusstammes, welchen Tiere in natürlichen Verhältnissen fast ausnahmslos besitzen, und zwischen der Weite der Byssusscheide ziemlich beträchtlich ist. Wenn REICHEL glaubt, daß die „Sekretionstheorie gar keine Erklärung für diese Festigkeit, mit welcher der Byssus festsitzt“ habe, so scheint er sich um die Aufgabe der kräftigen Byssusmuskeln gar nicht gekümmert zu haben, und daß ferner nach der Ablösung eines umfangreichen Byssus der neugebildete, aus nur wenig Fäden zusammengesetzte Byssus „bei weitem nicht so fest in der Höhle sitzen“ soll, spricht doch eher gegen als für eine cuticularen Gebilden zukommende Befestigung. Übrigens ist mir nie aufgefallen, daß ein wenig entwickelter Byssus viel weniger fest in der Höhle säße.

Auf ähnliche Weise wie bei *Arca barbata* (S. 486) habe ich bei *Dreissensia* festgestellt, daß überraschten Tieren der Byssus ausgezogen werden kann, während dies sonst nicht gelingt, da er von den Retractoren, welche an die Höhle ansetzen und in die Falten eindringen, und ferner von den in der Byssusscheide verlaufenden Muskelfasern festgehalten wird.

Meine Beobachtungen über das Anheften der Fäden stimmen mit denjenigen von CATTIE überein und weichen nicht von den von mir für *Mytilus* beschriebenen ab.

Vergleichender Teil.

I. Morphologie.

Die Aufgabe, die mannigfaltigen Byssusgebilde zu bilden und zu tragen, hat verschiedene, weitgehende Abänderungen der charakteristischen Beilform des Fußes der „Pelecypoden“ hervorgerufen. — Ursprünglich wird der Fuß eine einheitliche muskulöse Masse mit flacher Sohle dargestellt haben. — Bei den sehr alten, tiefstehenden Arciden bildet er eine plumpe Masse, deren Sohle höhlenartig eingestülpt ist. Auch sind Anfänge zu einer weitem Gliederung bereits

vorhanden; von dem die Höhle bergenden Hauptteil des Fußes erstreckt sich nach vorn ein Fortsatz, der eine kurze, tief eingeschnittene Rinne trägt. Dieser Fortsatz tritt im Laufe der Entwicklung mehr und mehr in den Dienst der Byssusbildung und gewinnt schließlich eine große Bedeutung. Er zieht sich lang aus, wird finger- oder zungenförmig und setzt sich von dem hintern Teile ab (Mytiliden); bei den Anomiaceen ist die Trennung in einen vordern und hintern Teil am weitesten gegangen (s. S. 517). Bei *Pecten varius*, *Pinna*, *Lima* übertrifft der vordere, rinnentragende Teil den hintern an Umfang, ist aber nicht deutlich von ihm abgesetzt; die Grenze zwischen beiden Teilen bildet die Höhlenöffnung.

In der Fußspitze finden sich in der Regel Vertiefungen, die ich durchweg als Trichter bezeichnet habe. Sie spielen alle bei der Locomotion eine Rolle. Bei den Arciden ist der Trichter einfach löffelförmig, ebenso bei den Mytiliden. Bei *Pecten* bildet er eine tiefe, konische Höhle, deren Wände bei *P. varius* gefaltet sind. Dieselbe feine Gliederung zeigt er bei *Anomia*. Bei *Lima* ist er reduziert und bildet nur noch einen seichten Spalt. Bei *Dreissensia* findet sich nur eine leichte Einbuchtung und bei *Pinna* fehlt jegliche Einsenkung.

Die Rinne durchzieht stets die ursprüngliche Ventralseite des Vorderfußes. Bei den meisten symmetrischen Muscheln liegt sie auf der morphologischen Unterseite; bei *Pecten* und *Anomia* ist sie infolge der pleurothetischen Lebensweise nach rechts verschoben, und bei den *Limidae* liegt sie sogar auf der Oberseite. Bei letztern hat der Fuß die bei *Pecten* begonnene Drehung vollständig ausgeführt; *Lima* ist eine sekundär symmetrische Muschel! — Die Rinne läßt einen innern, meist weitem von einem äußern Teile unterscheiden; beide Teile sind durch mehr oder weniger gut entwickelte Vorsprünge voneinander getrennt. Die Form wechselt bei den einzelnen Arten stark.

Vorn endet die Rinne entweder einfach spaltförmig (*Pecten* u. a.) oder mit einer Grube, die durch eine Querspalte nach außen geöffnet ist. In der Grube sammelt sich das Secret für die Haftplatte der Byssusfäden. In sehr hochentwickelten Byssusapparaten erfährt diese Grube eine Oberflächenvergrößerung, indem sich ihr Grund in lange zylindrische Schläuche ausstülpt, welche in die Drüsenmassen des Fußes eindringen. Bei *Modiola* finden sich zwei, bei *Mytilus* zahlreiche solcher Schläuche oder Kanäle. — Die Rinne führt in die Höhle, nur bei *Anomia*, bei welcher sie rudimentär ist, steht

sie nicht mehr mit der Höhle in Verbindung. Beim Eintritt in die Höhle fällt sie meist steil ab.

Die Höhle nimmt stets den hintern Teil des Fußes ein, auch bei *Anomia*. Je höher ein Byssusapparat entwickelt ist, desto reicher ist die Höhle durch Falten gefächert. Die Zahl der Falten gibt ein Maß für die Entwicklungshöhe des Organs. Bei beginnender Rückbildung des Apparats fallen zunächst die Falten einer Reduktion anheim. Sie stehen im allgemeinen in der Längsrichtung des Fußes und konvergieren gegen die Höhlenöffnung. Bei *Arca barbata*, *A. noae*, *A. lactea* und auch bei *Modiolaria* zeigen die Falten eine besondere Anordnung. — Bei den Arciden ist die Höhle weit nach außen geöffnet; bei den übrigen Formen hat sie sich bis auf eine enge Öffnung geschlossen. Bei Formen mit starkem, umfangreichem Byssus bildet sich ihre Mündung zu einer Byssusscheide aus. Am besten entwickelt ist eine solche bei *Pinna*, dann bei *Pecten varius*; auch bei den Mytiliden spielt sie noch eine wichtige Rolle. Bei *Anomia* ist sie flach ausgebreitet und bildet die „Ringmembran“.

II. Muskulatur.

Die Muskeln des Byssusapparats sind in morphologischem Sinne Fußmuskeln. Im einfachsten Falle finden sich zwei Paar symmetrisch gelegener Muskelbündel, ein vorderes schwächeres und ein hinteres kräftigeres Paar (Arciden, *Dreissensia*, *Pinna* u. a.). Die hintern inserieren sich gewöhnlich vor dem hintern Adductor, nur bei den Limiden hinter demselben (Zusammenhang mit der Drehung des Fußes?). — Bei *Pinna* finden sich ferner noch zwei dünne Muskeln, welche von der Ansatzstelle der hintern Retractoren aus in die Byssusscheide verlaufen und mit deren kräftiger Ausbildung in genetischen Zusammenhang zu bringen sind. — Bei den Mytiliden erfahren die hintern Retractoren eine fortschreitende Differenzierung: bei *Lithophagus* sind sie einfach (wohl sekundär), bei *Modiola* haben sie sich in mehrere Bündel gespalten, die in zwei bis drei Gruppen zusammenliegen; bei *Mytilus* bilden die Bündel zwei Gruppen, eine hintere (Musc. byssus posteriores) und eine obere (Musc. byssus posteriores); diese Trennung ist bei *Modiolaria* noch weiter gegangen: der Musculus byssus posterior ist nur ein dünnes Bündelpaar, das weit getrennt ist von dem mehrere Bündel umfassenden Musc. byss. superior.

Außerdem erhält bei den Mytiliden der mehr und mehr an Selbständigkeit gewinnende Vorderfuß (Propodium) zu ausgiebiger

Bewegung eigne Muskeln: die Retractores propedis. Bei *Modiola* sind sie zarte, zerschlissene Bündel, die nicht bis zur Schale ziehen wie bei den andern Mytiliden. Bei *Lithophagus* sind sie einfach und zeigen einen nach vorn geschwungenen Verlauf, bei *Modiolaria* einen geraden wie bei *Mytilus*, bei welcher sie am kräftigsten ausgebildet sind. — Bei den übrigen Byssiferen, bei welchen der vordere Teil des Fußes keine eignen, gesonderten Muskeln besitzt, gehen von der vordern oder von den hintern oder von beiderlei Retractoren Muskelfasern in ihn ab.

Die vordern und die hintern Fußretractoren dienen bei fest-sitzender Lebensweise als Byssusmuskeln, indem sie im wesentlichen das Tier am Byssus festhalten, insbesondere die hintern, die um so kräftiger entwickelt sind, je mehr der Byssus zur Festheftung benützt wird. Bei *Lima hians* und *L. inflata* sind die hintern ebenso zart wie die vordern, da der Byssus nur noch wenig zur Anheftung, dagegen zum Bau eines Versteckes benutzt wird.

Bei pleurothetischer Lebensweise treten Reduktionen ein. Zunächst verschwinden aus Mangel an Wirksamkeit die Muskeln, welche sich auf der dem Untergrunde aufliegenden Schale inserieren, und auch von den an die Oberschale ansetzenden Muskeln kann der vordere Retractor verschwinden. So findet sich bei *Pecten varius* nur noch der rechte hintere Fußretractor. Bei *Anomia* sind noch beide linken Retractoren vorhanden, der vordere und der hintere; letzterer zeigt bei ältern, mit Hilfe eines verkalkten Byssus dauernd fest-sitzenden Exemplaren eine sehr kräftige Ausbildung und meist eine Spaltung in 2 Bündel.

III. Drüsen.

Nach Lage, Struktur und Färbbarkeit des Inhalts lassen sich verschiedene Drüsengruppen unterscheiden:

1. Bei allen byssiferen Muscheln finden sich auf der Oberfläche des Fußes ausmündende, subepithelial gelegene Mucindrüsen. Ihre Verbreitung ist im wesentlichen auf die Stellen beschränkt, welche bei der Bewegung des Fußes einer Reibung ausgesetzt sind. Bei den Arciden nehmen sie fast die ganze Oberfläche des Fußes ein; bei den übrigen Formen sind sie auf die Fußspitze und die Rinnen-seite des vordern Fußteiles beschränkt. — Bei *Pinna* finden sich auf der Oberfläche der Byssusscheide intraepithelial liegende Mucindrüsen. — Bei den Mytiliden finden sich im vordern Teile des Fußes außerdem acidophile peripher ausmündende Drüsen; bei *Modiola* sind

sie auf den Trichter beschränkt. — Von letztern lassen sich bei *Lithophagus* noch zwei in den Seitenwänden des Vorderfußes liegende acidophile Drüsenhaufen abgrenzen.

Die Trichterdrüsen stimmen bei den Arciden und Mytiliden mit den peripheren Mucindrüsen überein; bei *Pecten* und *Lima* finden sich nach Form und Inhalt von den peripheren Mucindrüsen verschiedene, aber wohl aus ihnen hervorgegangene Trichterdrüsen.

Die basophilen Rinnendrüsen, welche im äußern Teile der Seitenwand der Rinne liegen und vor allem auf den Vorsprüngen ausmünden, welche den innern von dem äußern Teile der Rinne trennen, weichen meist von den peripheren Mucindrüsen ab, dürften aber auch aus ihnen hervorgegangen sein. — Hierher gehören auch die bei den Arciden auf der Innenwand der Höhle unterhalb den acidophilen Höhlendrüsen ausmündenden Drüsenzellen und die bei *Anomia* in der „Ringmembran“ liegenden basophilen Drüsen.

Alle seither genannten Drüsen nehmen keinen Anteil am Aufbau des Byssus.

Für die Byssusbildung am wichtigsten sind die acidophilen Rinnen- und Höhlendrüsen, welche eine große zusammenhängende Drüsenmasse bilden. Die Höhlendrüsen sind mit Ausnahme von *Arca* feinkörniger als die Rinnendrüsen, und letztere lassen bei *Pecten* und den Mytiliden noch weiter einen grobkörnigen und einen feinkörnigen Teil unterscheiden.

Die Rinnendrüsen münden stets nur in den innern Teil der Rinne ein und bilden allein den fadenförmigen Teil des Byssus.

Die zu Beginn der Rinne gelegenen, die Haftplatte der Fäden bildenden acidophilen Drüsen zeigen ausnahmslos gewisse Unterschiede von den übrigen acidophilen Rinnendrüsen, sind aber bei *Pecten*, *Lima*, *Dreissensia*, *Lithophagus* nicht scharf von ihnen zu sondern. Dies ist bei *Mytilus* und *Modiola* leicht möglich (Kanaldrüsen); bei *Modiola* hat sogar eine örtliche Trennung stattgefunden.

Die acidophilen Höhlendrüsen finden sich in recht verschiedener Ausdehnung im Bereich der Höhle. Bei *Arca* liegen sie in den Seitenwänden und münden nur in die äußern Winkel der Fächer ein, ebenso bei *Modiolaria*. Bei *Pecten* ziehen sie über die Höhle hin und münden nur in die oberen Winkel der Fächer. Bei *Lima* treten sie nur von vorn an die Höhle heran, umgeben diese also nicht. Bei *Pinna* verlaufen sie am Grunde der 4 Fächer bis ans Ende der Höhle. Bei den Mytiliden umgeben sie zunächst die Byssusscheide stets im ganzen Umfange, ferner die Höhle entweder

vollständig (*Mytilus*) oder nur teilweise; bei *Dreissensia* finden sie sich fast im ganzen Bereich der Höhle. — Hierher gehören auch die bei jungen Anomien fast die ganze Innenwand der Höhle einnehmenden, bei erwachsenen Anomien auf eine schmale, ringförmige Zone beschränkten, in der Nähe des Randes der Ringmembran liegenden acidophilen Drüsen.

Nur bei den Arciden und Mytiliden finden sich besondere, kleine, feinkörnige, acidophile Faltendrüsen. Vielleicht sind sie nur modifizierte acidophile Höhlendrüsen; bei *Dreissensia* ist dies sicher der Fall. Bei jungen Anomien spielen sie eine wichtige Rolle und sind in großer Menge vorhanden, bei erwachsenen sind sie auf spärliche Reste reduziert. — Bei den übrigen Byssiferen fehlen besondere Faltendrüsen. Bei *Pecten* und *Lima* liegen in den Falten nur basophile Drüsen.

Die basophilen Höhlendrüsen kommen in verschiedener Ausbildung und Verbreitung vor. Zahlreich sind sie bei *Arca*, *Pinna*, *Pecten* und besonders bei *Lima*. Bei *Modiolaria* münden sie wie bei *Arca* nur in die innern Winkel der Byssusfächer ein, bei *Pecten* nur in die untern, nicht in die obern wie bei *Lima*. — Bei den übrigen Mytiliden finden sie sich auf verschiedenen Stufen der Rückbildung. Noch zahlreich erscheinen sie bei *Mytilus* hinter und über der Höhle; bei *Modiola* sind sie spärlich im untern Teile der Höhle vorhanden, und bei *Lithophagus* fehlen sie fast vollständig. — Bei *Dreissensia* finden sich keine basophilen Höhlendrüsen. — Bei *Anomia* finden sie sich in geringer Zahl; sie werden bei erwachsenen Anomien von besonders basophilen Faltendrüsen, die in großer Zahl auftreten, ersetzt.

Bei *Modiolaria* findet sich noch eine eigenartige, vor und über der Höhle gelegene, große, basophile Drüsengruppe.

Die acidophilen, als Rinnen-, Höhlen-, Kanal- und Faltendrüsen unterschiedenen Drüsengruppen liefern die eigentliche Byssussubstanz; die basophilen Höhlendrüsen liefern ein Secret, welches einzelne Byssusteile nur überzieht oder sie auch verkittet, wie bei *Pinna*, *Pecten* u. a.

IV. Epithel.

Die ganze innere Oberfläche des Byssusapparats: der innere Teil der Rinne, die Rinnengrube und die von ihr ausgehenden Kanäle, ferner die Byssusscheide, die Höhle und die ganze Oberfläche der Höhlenfalten, ist mit einem einschichtigen Wimperepithel bekleidet. Die Wimpern sind sämtlich beweglich. Im einzelnen unterliegt die

Ausbildung des Epithels verschiedenen Veränderungen. Es sei hier nur erwähnt, daß im Ausmündungsbereich der acidophilen Rinnen- und Höhlendrüsen das Epithel eine Umbildung erfährt, die mit der besondern Art seiner Leistung an diesen Stellen zusammenhängt. Ein anderes Verhalten zeigt es im Ausmündungsbezirk der basophilen Höhlendrüsen, auf den Falten, usw.

Nie weist das Epithel einen secretorischen Charakter auf, und nie liefert es cuticulare Bildungen, die am Aufbau des Byssus oder auch nur an seiner Befestigung in der Höhle beteiligt sind. — Eine einzige Ausnahme machen erwachsene Anomien, bei welchen das Epithel der Ringmembran, soweit es dem verkalkten Byssus anliegt, der Wimpern entbehrt und die Kalkkörnerzellen enthält.

V. Der Byssus.

Er ist in der Regel kein einfaches, sondern ein zusammengesetztes Gebilde; er entsteht nicht durch einmalige Secretion, sondern ist das Ergebnis mehrerer nacheinander erfolgender Secretionen. Mit Ausnahme der Arciden und Anomien bildet er ein Kompositum getrennt gebildeter „Fäden“, die vorn eine Haftplatte tragen und hinten zu der in der Byssusscheide und Höhle steckenden „Wurzel“ verbreitert sind.

Die Byssusfäden weisen nur selten Fadenform auf; sie sind meist abgeplattet, häufig bandförmig. Ihre Länge und Dicke wechselt stark; die längsten besitzt *Pinna*, die kürzesten *Lithophagus*. — Ihre Gestalt entspricht derjenigen des innern Teiles der Rinne, in welchem sie gebildet werden und zwar allein aus dem Secret der (grobkörnigen und feinkörnigen) acidophilen Rinnendrüsen. Bei ihrer Bildung wird die Rinne nach außen abgeschlossen.

Gegen ihre Anheftungsstelle verbreitern sich die Fäden meist und gehen allmählich in die verschieden geformte Haftplatte über. Diese wird nur aus dem Secret der zu Beginn der Rinne gelegenen modifizierten acidophilen Rinnendrüsen (Kanaldrüsen bei *Modiola* und *Mytilus*) gebildet. Die breiten Fäden von *Pecten varius* besitzen eine große, lange Haftplatte, denn *Pecten* fehlt eine Querspalte, und die betreffenden Drüsen münden auf einer längern Strecke auf der ganzen Seitenwand des vordern, spaltförmigen Teiles der Rinne aus.

Wurzel. Mit dem Eintritt in die Höhle teilen sich die Fäden entweder wie die Rinne sofort in die Wurzelfasern auf (*Pinna*), oder

sie verbreitern sich, ehe sie sich in die feinen, in die Fächer der Byssushöhle eingreifenden Wurzelfasern spalten, blattförmig (*Dreissensia*, *Lima*, *Pecten*), oder sie gehen zunächst in einen röhrenförmigen Teil über (Mytiliden). Die Gestalt der Wurzel ergibt sich aus der Form der Byssusscheide und -höhle und aus der Verteilung der sie im wesentlichen secernierenden acidophilen Höhlendrüsen. Der untere blattförmige oder röhrenförmige Teil der einzelnen Fadenwurzeln wird in der Byssusscheide gebildet, und da bei *Mytilus* die acidophilen Höhlendrüsen auf dem ganzen Umfange derselben ausmünden, entsteht eine Röhre. Aus ähnlichem Grunde kommt bei *Pecten* ein flaches, bei *Dreissensia* ein wellig gekrümmtes Blatt zustande. Die Wurzelfasern, welche dem blatt- oder röhrenförmigen Wurzelteile aufsitzen, werden in den Winkeln der Fächer gebildet, entweder nur in den obern oder vordern (*Pecten*, *Lima*) oder in allen (Mytiliden).

Jeder Faden mit Haftplatte und Wurzel entsteht durch eine einzige, gleichzeitig in der Rinne und in der Höhle stattfindende Secretion, also aus einem Guß.

Bei den Arciden und bei *Anomia* vertreten die Stelle der Fäden breite Schichten, die auch, wie die Fäden, oben einen Kranz von Wurzelfasern, welche in den Fächern der Höhle gebildet werden, tragen. Bei *Arca* überlagern sich die winklig gebogenen Schichten innig von vorn, umfassen sich aber nicht vollständig wie bei jungen Anomien. Bei Anomien geht später die Schichtung mit der Verkalkung verloren. — Gegenüber den Fäden stellen die Schichten einen primitiven Zustand dar.

Wurzel, Stamm und Rinde des Byssus. Durch Vereinigung der Fadenwurzeln entsteht die Wurzel des Byssus; diese besteht in der Regel aus dünnen Lamellen, welche durch Zusammenlagerung der in je einem Fache der Höhle liegenden Wurzelfasern zustande kommen. Wurzellamellen finden sich auch bei *Arca* und *Anomia*, nur bei *Pinna* bleiben die Wurzelfasern isoliert. — Von der Menge der einen Byssus zusammensetzenden Fäden und von der Gestalt ihrer Wurzel hängt es ab, ob sich ein „Stamm“ unterscheiden läßt. Am ausgeprägtesten findet sich ein solcher bei den Mytiliden, und er besteht hier entweder nur aus den röhrenförmigen, sich konzentrisch umschichtenden Teilen der Fadenwurzeln (*Lithophagus*) oder aus diesen und den zu den Wurzellamellen vereinigten Wurzelfasern, welche dann das Innere des Stammes einnehmen (*Mytilus*, *Modiola*). Bei *Dreissensia*, *Pecten* u. a. wird er aus den sich nur

einseitig umfassenden, verbreiterten Wurzelteilen gebildet. — Der Stamm von *Arca* und *Anomia* ist sehr kräftig entwickelt, entspricht aber nicht ganz demjenigen der zuvor genannten Byssiferen. — *Pinna* fehlt ein Stamm; die Fadenwurzeln werden auf andere Weise vereinigt.

Am Stamme hat nun MÜLLER noch eine „Rinde“ unterschieden, und er versteht darunter, wenn von *Arca* abgesehen wird, die sich überdeckenden blatt- oder röhrenförmigen Wurzelteile. Man kann demnach eine einseitig und eine allseitig den Stamm umgebende Rinde unterscheiden. Erstere findet sich bei *Dreissensia*, *Pecten*, (*Arca*), letztere bei *Modiola*, *Mytilus*.

An der Vereinigung der einzelnen Byssusteile kann sich ferner das Secret der basophilen Höhlendrüsen beteiligen. Bei *Pinna* spielt es ohne Zweifel eine wichtige Rolle. Ebenfalls in reichlicher Menge findet es sich bei *Pecten* und *Lima*; auch bei *Arca* ist es vorhanden und leicht zu erkennen, spielt aber schon eine geringere Rolle. Noch mehr gilt dies für die Mytiliden: bei *Mytilus* und *Modiolaria* noch deutlich wahrnehmbar, ist es bei *Modiola* und *Lithophagus* im Byssus nicht mehr festzustellen; doch weisen im hintern Teile der Höhle, allerdings in geringer Zahl, liegende basophile Drüsen noch auf eine spärliche Abscheidung hin.

Sieht man von dem Secret der acidophilen Faltendrüsen ab, das nur eine untergeordnete Rolle spielt (*Anomia* ausgenommen), so finden sich im Byssus meist zwei verschiedene Substanzen, eine acidophile, welche die Byssussubstanz im eigentlichen Sinne bildet, und eine basophile, welche in mehreren Fällen an der Verbindung der aus ersterer gebildeten Byssusteilen beteiligt ist, also als Kittsubstanz dient. Außerdem wird sie zur Vermeidung schädlicher Reibung zwischen dem Byssus und dem Epithel der Höhle dienen. Nach A. MÜLLER (1837) muß „der Physiolog das Dasein einer solchen Substanz schon a priori vermuten“; er hat sie auch bei einigen Formen beobachtet und bezeichnet sie im Gegensatz zu der „Byssusmaterie“ als „Verbindungsmaterie“. Doch schreibt er ihr eine andere Aufgabe zu, nämlich (p. 14), „daß sie die Verbindung mit dem Körper des Tieres vermittele“ und (p. 33) „die Byssusmaterie . . . einhüllt, und ihr zum festen Ansatzpunkte dient“. Auf die Befestigungsweise des Byssus in der Höhle werde ich im folgenden Abschnitt eingehen, und es sei nur erwähnt, daß von einer Verwendung des Secrets der basophilen Höhlendrüsen im Sinne MÜLLER's streng genommen nicht die Rede sein kann. Außerdem faßt A. MÜLLER

unter der Bezeichnung „Verbindungsmaterie“ Produkte recht verschiedener Entstehung zusammen (*Dreissensia*, *Arca* usw.).

VI. Biologie.

Der Byssus dient meist zu vorübergehender, selten zu dauernder Festheftung. Bei *Lima hians* und *L. inflata* wird er außerdem zur Anfertigung eines Versteckes (Nestes) verwendet.

Die Anheftung am Untergrunde geschieht bei fädigem Byssus mit Hilfe von Secret, das durch den vordern Teil der Rinne, meist durch eine Querspalte, in weichem, klebrigem Zustande austritt, durch den Spinnfinger platt gedrückt wird und bei Berührung mit dem Seewasser sich verfestigt und dabei die Fäden mit dem Untergrunde fest verkittet. — Der massige Byssus der Arciden und Anomien sitzt mit seiner ganzen untern breiten Fläche auf.

Das Festhalten am Tierkörper ist im wesentlichen eine Wirkung der Gestalt sowohl des Byssus als der ihn aufnehmenden Höhle und besonders der kräftigen Muskulatur, in welche die Höhle eingesenkt ist. Ferner kommt die Schwellbarkeit einzelner Teile in Betracht. Der Byssus hängt frei in der Höhle, eine Anheftung mit Hilfe von Muskelfasern, von cuticularen Bildungen oder von Secret besteht in keinem Falle. Da der Innenraum der Höhle und die in ihm steckende Byssuswurzel stets umfangreicher ist als die Höhlenöffnung und der durch sie austretende Teil des Byssus, hält derselbe ohne ein Anheftungsmittel in der Höhle, und durch Kontraktion der Byssusmuskeln und Schwellung der Höhlenfalten kann er sehr stark eingeklemmt werden. — Die Schalen wirken, wie Versuche zeigen, beim Festhalten des Byssus in der Regel nicht mit; sie besitzen einen Ausschnitt, der häufig zu weit ist, um den Byssus einklemmen zu können, oder auch zu eng sein kann (*Mytilus*, *Modiola*), um den Byssusstamm zwischen den Schalenklappen überhaupt hervortreten zu lassen. Der Stamm wird dann meist abgequetscht, und nur die Fäden treten durch (s. dagegen *Pinna*, *Pecten* usw.).

Die Byssiferen behalten zeitlebens die Fähigkeit der Ortsveränderung. Ältere Anomien und *Pinna* üben sie zwar nicht mehr aus, doch kann auch bei ihnen wie bei allen Byssiferen der Fuß noch zur Locomotion benützt werden. Bei derselben spielt der Trichter eine wichtige Rolle, und sie erfolgt allgemein so, daß der Fuß weit ausgestreckt, dann der Trichter an den Fremdkörper angelegt und das Tier durch Kontraktion der Fußmuskeln nachgezogen wird. Dabei berührt nur die Fußspitze (*Pecten*, *Lima* u. a.) oder auch

noch andere Teile des Fußes (*Arca*) den Boden, aber nie wird die Rinnenseite des Fußes flach ausgebreitet und als Kriechsohle benützt.

Beim Emporziehen an steilen Wänden (Klettern) greift der Byssus unterstützend ein, indem er dem Tiere Halt und Ruhe auf der Wanderung bietet; nie dient aber der Byssus selbst als Mittel zur Locomotion, etwa durch Verkürzung und Verlängerung der Fäden u. a. (s. Anm. 495).

Vor jeder Ortsveränderung muß der Byssus abgelöst werden. Es handelt sich dabei um keine Ablösung vom Untergrunde, auch um kein Zerreißen der Fäden oder Byssuslamellen, sondern um ein vollständiges Entfernen des ganzen, jeweils vorhandenen Byssus aus der Höhle, ohne daß dabei Verletzungen oder irgend welche Veränderungen in der Höhle stattfänden. Sie wird ermöglicht durch Erschlaffung der ihn einklemmenden Muskulatur, durch Erweiterbarkeit des Höhlenausgangs und Nachgiebigkeit der Byssuswurzel, die beim Herausziehen leicht gefaltet werden kann. Ferner mag die Abscheidung schleimigen Secrets durch die basophilen Höhlendrüsen, wenigstens in einigen Fällen, und der Wimperschlag des Höhlenepithels fördernd mitwirken.

(Abgeschlossen am 30. April 1908.)

Literaturverzeichnis.

Die mit * bezeichneten Arbeiten sind mir nur durch Referate zugänglich gewesen.

1. ANTHONY, R., Influence de la fixation pleurothétique sur la morphologie des Mollusques acéphales dimyaires, in: Ann. Sc. nat. (9), Zool., Vol. 1, 1905.
2. BARROIS, TH., Les glandes du pied et les pores aquifères chez les Lamellibranches, Lille 1885.
- *3. —, (Verschiedene Mitteilungen über Byssusdrüsen bei Lamellibranchiaten), in: Bull. sc. Dép. Nord (2), année 2 (1879), No. 1, 7, 8, 9, 10 u. (2), année 3 (1880), No. 5.
- *4. DE BLAINVILLE, H. M. D., Manuel de Malacologie et de Conchyliologie, contenant etc., Paris, p. 115—116, 1825.
5. BOURNE, G. C., On the structure of Aenigma aenigmatica CHEMNITZ, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 51, p. 253—295, 1907.
6. —, On Jousseaumia, in: Report Pearl Oyster Fisheries and mar. Biol. Gulf of Manaar, Vol. 5, p. 243—266, 1906.
7. BOUTAN, L., Zoologie descriptive, Vol. 2, Acéphales: Mytilus edulis, Paris 1900.
8. —, Recherches sur le byssus des Lamellibranches, in: Arch. Zool. expér. (3), Vol. 3, p. 297—338, 1895.
- *9. —, Sur le mode de fixation des Acéphales à l'aide du Byssus, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 120, p. 208—210, 1895.
10. BRONN, H. G., Die Klassen und Ordnungen der Weichthiere, Vol. 3, Abt. 1, Leipzig 1862.
11. CARRIÈRE, J., Die Drüsen im Fusse der Lamellibranchiaten, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Vol. 5, p. 56—93, 1882.

12. CATTIE, J. TH., Les Lamellibranches recueillis dans les courses du „Willem Barrents“, durant les mois de Mai à Septembre 1880 et 1881, in: Bijdr. Dierk. Nat. Artis Mag., Aflev. 13, 1886.
13. —, De la manière dont les Lamellibranches s'attachent à des corps étrangers, in: Tijdschr. nederl. dierk. Ver., Vol. 6, p. 56—63, 1885.
14. CUVIER, G., Leçons d'Anatomie comparée, Paris, Vol. 4, 5, 1805.
- *15. FISCHER, P., Sur le byssus de *Pecten varius*, in: Journ. Conchyliol., Vol. 15 (Sér. 3, Vol. 7), p. 107—108, 1867.
- *16. GASSIES, (Beitrag zur Biologie von *Dreissena*), *ibid.*, Vol. 16, p. 17, 1868.
17. v. HEIDE, A., Anatome Mytuli. Belgicé Mossel etc. Amstelodami 1683.
18. HERDMAN, W. A., Anatomy of the Pearl Oyster (*Margaritifera* vulg. SCHUM.), in: Rep. Pearl Oyster Fisheries and mar. Biol. Gulf of Manaar, Vol. 2, p. 36—37, 1904.
19. HORST, R., Ist der Byssus eine Cuticularbildung?, in: Tijdschr. nederl. dierk. Ver. (2), Vol. 2, p. 248—259, 1889.
20. v. IHERING, H., Ueber Anomia, nebst Bemerkungen zur vergl. Anatomie der Muskulatur bei den Muscheln, in: Z. wiss. Zool., Vol. 30, Suppl., p. 13—27, 1878.
- *21. JOBERT, De la formation du byssus chez quelques Mollusques acéphales, in: Rev. Trav. sc., Vol. 12, p. 396—398, 1892.
- *22. —, Recherches sur le byssus des Mollusques bivalves, in: CR. Soc. Biol. (7), Vol. 3, p. 75, 1882.
- *23. KELLOGG, J. L., Some notes from a study in the morphology of the Lamellibranchiata, in: Johns Hopkins Univ. Circ., Vol. 11, p. 80—83, 1892.
- *24. DE LACAZE-DUTHIERS, H., Cours professés à la Sorbonne, Paris 1879.
25. —, Mémoire sur l'organisation de l'Anomie (*Anomia ephippium*), in: Ann. Sc. nat. (4), Zool., Vol. 2, p. 5—35, 1854.
26. —, Description du gîte des Limes, *ibid.* (5), Zool., Vol. 4, p. 347—352, 1865.
27. LANG, A., Lehrbuch der vergl. Anatomie der wirbellosen Tiere, Mollusca, 2. Aufl., bearb. v. K. HESCHELER, p. 175—178, 1900.
- *28. LESSER, F. C., Testaceo-theologia, Leipzig 1744.
29. LEYDIG, F., Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere, Frankfurt 1857.
30. —, Kleine Mittheilungen zur thierischen Gewebelehre, in: Arch. Anat. Physiol., p. 302—303, 1854.
31. LIST, TH., Die Mytiliden des Golfes von Neapel, in: Fauna Flora Neapel, Monogr. 27, 1902.

32. MÜLLER, A., Ueber die Byssus der Acephalen usw., in: Arch. Naturg., Jg. 3, Bd. 1, p. 1—39, 1837.
33. MÜLLER, F., Untersuchungen über die Bildung und Structur der Schalen bei den Lamellibranchiaten, 1885.
34. MÜLLER, JOH., De glandularum structura, Lipsiae 1830.
35. v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN, Untersuchungen über nichtcelluläre Organismen, Berlin 1877.
- *36. OSBORN, H. L., The byssal organ in Lamellibranchs, in: Amer. Naturalist, Vol. 20, 1882.
37. PAGENSTECHER, H., Allgemeine Zoologie, Vol. 4, 1881.
38. PELSENEER, P., Contribution à l'étude des Lamellibranches, in: Arch. Biol., Vol. 11, p. 147—312, 1891.
39. POLI, J. X., Testacea utriusque Siciliae eorumque historia et anatomicae, Parmae, Vol. 1, 2, 1791—1825.
40. DE PROCÉ, M., Observations sur la Moule commune, in: Ann. Sc. nat. (2), Zool., Vol. 18, 1842.
- *41. PURDIE, A., Studies in biology for New Zealand Students, No. 3. The anatomy of the common Mussels, in: New. Zeal. colon. Mus. Geol. Surv. Dep., 1887.
42. DE RÉAUMUR, R. A. F., Des différentes manières dont plusieurs espèces d'animaux s'attachent au sable, aux pierres, et les uns aux autres, in: Histoire de l'Acad. royale des Sciences, Paris, p. 108, 1730.
43. REICHEL, L., Ueber die Bildung des Byssus der Lamellibranchiaten, in: Zool. Beiträge (A. SCHNEIDER), Vol. 2, p. 107—132, 1890, auch Inaug.-Diss., Breslau 1888.
44. —, Ueber das Byssusorgan der Lamellibranchiaten, in: Zool. Anz., Jg. 10, p. 488—490, 1887.
45. SABATIER, A., Études sur la Moule commune (*Mytilus edulis* L.), in: Mém. Acad. Sc. Lett. Montpellier, Vol. 8. Als: Anatomie de la Moule commune, in: Ann. Sc. nat. (6), Vol. 5, p. 1—132, tab. 1—9, 1877.
46. v. SIEBOLD, K. TH., Lehrbuch der vergl. Anatomie der wirbellosen Thiere, Berlin 1848.
47. SLUITER, C. PH., Ueber die Bewegung einiger tropischer Mollusken und Ophiuren, in: Tijdschr. nederl. dierk. Ver. (2), Vol. 3, p. 170—184, 1892.
- *48. STEENSTRUP, J., On Anomias Stilling til Muslingerne og Terebratulernerne, in: Overs. vidensk. Selsk. Forhandl., p. 86—90, 1848.
49. THIELE, J., Beiträge zur Kenntnis der Mollusken. III. Ueber Hautdrüsen und ihre Derivate, in: Z. wiss. Zool., Vol. 62, p. 632—670, 1897.
50. —, Zur Phylogenie des Byssusapparates der Lamellibranchier, in: Verh. Deutsch. zool. Ges., Vol. 2 (Berlin), p. 52—57, 1892.

51. TULLBERG, T., Ueber die Byssus des *Mytilus edulis*, in: Nova Acta Soc. sc. Upsala (3), Festschriftband zum Jubiläum, 1877.
 52. VAILLANT, L., Recherches sur la famille des Tridacnides, in: Ann. Sc. nat. (5), Zool., Vol. 4, p. 110, 1865.
 53. WAGNER, R., Lehrbuch der vergl. Anatomie, Leipzig, p. 270, 1834—1835.
-

Erklärung der Abbildungen.

Allgemein (auch für die Textfiguren) gültige Bezeichnungen.

<i>A</i> Adductor	<i>Ka</i> Kanal
<i>A. a</i> Adductor anterior	<i>K. Dr</i> Kanaldrüsen
<i>A. p</i> Adductor posterior	<i>Kie</i> Kiemen
<i>a. H</i> acidophile Höhlendrüsen	<i>l</i> Lacune
<i>a. F</i> acidophile Faltendrüsen	<i>li</i> Lippe
<i>a. R</i> acidophile Rinnendrüsen	<i>m</i> \
<i>a. S</i> acidophiles Secret	<i>M</i> / Muskulatur
<i>ä. R</i> äußerer Teil der Rinne	<i>n</i> Nerv
<i>B</i> Byssus	<i>n. p</i> Pedalnerven
<i>B. f</i> Byssusfaden	<i>o</i> oben
<i>B. w</i> Byssuswurzel	<i>ph</i> Phagocyte
<i>B. w. l</i> Byssuswurzellamellen	<i>p. M (p. Dr)</i> periphere Mucindrüsen
<i>B. S</i> Byssusscheide	<i>R</i> Rinne
<i>B. st</i> Byssusstamm	<i>R. g</i> Rinnengrund
<i>b. Dr</i> basophile Drüsen	<i>R. gr</i> Rinnengrube
<i>b. H</i> basophile Höhlendrüsen	<i>r. (b.) a</i> Retractor (byssus) anterior
<i>b. R</i> basophile Rinnendrüsen	<i>r. (b.) p</i> Retractor (byssus) posterior
<i>b. S</i> basophiles Secret	<i>r. pr</i> Retractor propedis
<i>F</i> Falte	<i>r. (b.) s</i> Retractor (byssus) superior
<i>f</i> Byssusfach	<i>S</i> Secret
<i>G</i> Grube	<i>T. Dr (J. Dr)</i> Trichterdrüse
<i>H</i> Höhle	<i>Tr</i> Trichter
<i>h</i> hinten	<i>u</i> unten
<i>Ho</i> Hoden	<i>v</i> vorn
<i>H. ö</i> Höhlenöffnung	<i>W</i> Wulst
<i>H. w</i> Höhlenwand	<i>Wi</i> Winkel
<i>i. R</i> innerer Teil der Rinne	<i>w. l</i> Wurzellamellen

Alle Schnitte wurden mit dem ABBE'schen Zeichenapparat auf Objekti-
tishöhe bei den angegebenen Systemen entworfen. — Auf Tafel 33—36
sind durchgehends die peripheren Mucindrüsen blau, alle übrigen baso-

philen Drüsen und ihr Secret violett, die acidophilen Drüsen (und ihr Secret gelb und zwar die grobkörnigen Drüsen stärker gelb als die feinkörnigen angegeben.

Tafel 31.

Fig. 1. *Arca barbata* L. Von der linken Seite. 3:2.

Fig. 2 und 3. *Arca barb.* L. 2 verschieden geformte Byssus. 2:1.

Fig. 4. *Arca barb.* L. Epithelzellen einer Falte, von der Fläche gesehen. ZENKER'sches Gemisch. Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. 1, Obj. $1''/_{12}$ (420:1).

Fig. 5. *Arca tetragona* POLI. Frontalschnitt durch den mittlern Teil des Stammes eines 3schichtigen Byssus. LEITZ Ok. I, Obj. 1. 18:1.

Fig. 6. *Arca tetr.* POLI. Frontalschnitt durch den Ausgang der Byssushöhle mit Byssus. LEITZ Ok. I, Obj. 1. 18:1.

Fig. 7. *Pecten varius* L. Von der rechten Seite. Fußmuskel (*r. p. d*) freigelegt. 1:1.

Fig. 8. *Lima inflata* L. Vorderer Teil des Fußes. 3:2.

Fig. 9. *Purpura nobilis* L. Von der linken Seite. *f* die durch die hintern Fußretractoren hindurchscheinenden Fächer. Stark verkleinert.

Fig. 10. *Anomia ephippium* L. Von der untern (rechten) Seite. Byssus entfernt, so daß die Höhlenfalten und die Ringmembran (*R. M*) mit ihren Zapfen sichtbar sind. *r. a. s* vorderer linker Fußretractor, *r. p. s* hinterer linker Fußretractor, *lig* Ligament. Erwachsenes Exemplar. 5:2.

Fig. 11. *Anomia eph.* L. Verkalkter Byssus. *P* Poren der Byssusplatte. 3:1.

Fig. 12. *Anomia eph.* L. Querschnitt durch einen entkalkten Byssus (nach der in Fig. 11 angegebenen Durchschnittslinie). *B. w. l* Byssuswurzellamellen, *B. st* Byssusstamm, *B. pl* Byssusplatte, *P* Poren derselben. LEITZ Ok. III, Obj. 1. 26:1.

Fig. 13. *Anomia eph.* L. Flächenschnitt durch einen entkalkten Byssus. Bezeichnung wie bei Fig. 12. LEITZ Ok. III, Obj. 1. 26:1.

Fig. 14. *Anomia eph.* L. Epithelzapfen (*E*) in der Pore eines Byssus steckend und diese durch das Secret der Kalkkörnerzellen (*K. z*) schichtweise (*K. s*) anfüllend. Subl. ohne Eisess., ZEISS Ok. 1, Obj. $1''/_{12}$. 420:1.

Fig. 15. *Anomia eph.* L. Querschnitt durch den in einer Pore eines verkalkten Byssus steckenden Epithelzapfens (*E*). *K. s* die schichtweise abgesetzte, die Pore allmählich erfüllende Kalksubstanz, *K. z* die das kalkhaltige Material führenden Zellen. CARNOY's Gemisch (ohne Eisessig), ZEISS Ok. 1, Obj. $1''/_{12}$. 420:1.

Fig. 16. *Anomia eph.* L. Tangentialschnitt durch einen noch nicht verkalkten, nur aus acidophilem Secret bestehenden Byssus, deutlich den geschichteten Aufbau zeigend. ZEISS Ok. 2, Obj. A. 56:1.

Fig. 17. *Mytilus edulis* L. Oberer Teil eines zusammengesetzten Byssus. Halbschematisch. 5 : 1.

Fig. 18. *Lithophagus lithophagus* L. Frontalschnitt durch die Byssushöhle. ZEISS Ok. 1, Obj. A. 56 : 1.

Tafel 32.

Fig. 19. *Arca barbata* L. Teil des untern Endes der mittlern Falte des Byssuswulstes. *a, F* acidophile Faltendrüsen, *gr* deren zwischen den Epithelzellen austretende feine Granula; *α* Teil eines noch nicht verfestigten Byssus mit großen, noch unverquollenen, aus den acidophilen Höhlenwanddrüsen (s. Fig. 20) stammenden Granula. Subl. + 5 % Eisess., T.-Tr., ZEISS Ok. 1, Obj. $1''/_{12}$. 420 : 1.

Fig. 20. *Arca barb.* L. Teil der Seitenwand der Byssushöhle mit hier ausmündenden Höhlendrüsen (*a, H*), *gr* deren zwischen den Epithelzellen austretende große Granula. Subl. + 5 % Eisess., HEID. Eis.-Häm., ZEISS Ok. 1, Obj. $1''/_{12}$. 420 : 1.

Fig. 21. *Mytilus galloprovincialis* LAM. Querschnitt durch einen Kanal und seine Umgebung. Subl. + 5 % Eisess., HEID. Eis.-Häm., ZEISS Ok. 1, Obj. $1''/_{12}$. 420 : 1.

Fig. 22. *Anomia ephippium* L. Querschnitt durch den Rand der Ringmembran (s. Text S. 524). *b* basophile Drüsen. Subl. + 5 % Eisess., Orange G.-D. Häm., ZEISS Ok. 1, Obj. $1''/_{12}$. 420 : 1.

Fig. 23. *Pinna nobilis* L. Querschnitt durch ein Byssusfach der Höhle. Die aus acidophilem Secret bestehenden Fadenwurzeln (*a, S*) werden von basophilem Secret (*b, S*) eingehüllt. Subl. + 5 % Eisess., Orange G.-D. Häm., ZEISS Ok. 1, Obj. $1''/_{12}$. 420 : 1.

Fig. 24. *Mytilus edulis* L. Teil einer Falte der Byssushöhle und 2 Byssuswurzellamellen (*B. v. l*) quergeschnitten. *K₁* Kerne der die Falte bekleidenden Epithelzellen, *K₂* Kern einer Bindegewebszelle. Subl. + 5 % Eisess., HEID. Eis.-Häm., ZEISS Komp. Ok. 8, Obj. 1,3.

Fig. 25. *Anomia ephippium* L. Partie aus der Höhle eines jungen Tieres mit noch unverkalktem Byssus. *a, F* die in großer Zahl zwischen den Epithelzellen ausmündenden acidophilen Faltendrüsen. Subl. + 5 % Eisess., Orange G.-D. Häm., ZEISS Ok. 1, Obj. E. 270 : 1.

Fig. 26. *Lima hians* GMEL. Querschnitt durch eine Höhlenfalte mit Byssuswurzellamellen. Subl. + 5 % Eisess., Orange G.-D. Häm., ZEISS Ok. 2, Obj. E. 340 : 1.

Tafel 33.

Fig. 27. *Arca barbata* L. Frontalschnitt durch den untern Teil der Byssushöhle; der Byssuswulst (*W*) ist eben noch angeschnitten. Ohne Byssus. ZENKER'sches Gemisch, Orange G.-D. Häm., LEITZ Ok. II, Obj. 1. 22 : 1.

Fig. 28. *Arca barb.* L. Frontalschnitt durch den obern Teil der Byssushöhle desselben Tieres wie in Fig. 27. Ohne Byssus. ZENKER'sches Gemisch, Orange G-D. Häm., LEITZ Ok. III, Obj. 1. 26 : 1.

Fig. 29. *Arca barb.* L. Acidophile Höhlendrüsen mit zusammengesetzten (?) Granula. Subl. + 5% Eisess., Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. 2, Obj. $1\frac{1}{12}$. 530 : 1.

Fig. 30. *Arca barb.* L. Querschnitt durch den vordern Teil des Fußes. ZENKER'sches Gemisch. Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. 1, Obj. A. 44 : 1.

Fig. 31. *Arca barb.* L. Querschnitt durch die Byssushöhle. Ohne Byssus. V Vorsprung, welcher den äußern Teil der Höhlenwand von dem innern, auf welchem die acidophilen Höhlendrüsen ausmünden, trennt. ZENKER'sches Gemisch, Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. 1, Obj. A. 44 : 1.

Fig. 32. *Arca barb.* L. Teil eines Querschnitts durch den Byssus zur Demonstration seiner Schichtung und des Anteils der basophilen Höhlendrüsen (*b. S*) und der acidophilen Faltendrüsen (*f. S*). CARNOY, Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. 1, Obj. C. 180 : 1.

Fig. 33. *Arca lactea* L. Querschnitt durch die Byssushöhle mit frisch gebildetem, einfachem Byssus. Subl. + 5% Eisess., Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. 1, Obj. A. 44 : 1.

Fig. 34. *Arca lactea* L. Querschnitt durch den untern Teil der Byssushöhle, sonst wie Fig. 35.

Fig. 35. *Arca lactea* L. Querschnitt durch den obern Teil der Byssushöhle. Ohne Byssus; kurz vor der Secretion eines Byssus konserviert mit Subl. + 5% Eisess.; Orange G-D. Häm., LEITZ Ok. III, Obj. 1. 26 : 1.

Fig. 36. *Arca tetragona* L. Querschnitt durch die Byssushöhle mit 3schichtigem Byssus (*I, II, III*). *b. S* basophiles Secret, in geringer Menge zwischen dem von den Faltendrüsen (*a. F*) abgeschiedenen acidophilen Secret. Subl. + 5% Eis., Orange G-D. Häm., LEITZ Ok. III, Obj. 1. 26 : 1.

Tafel 34.

Fig. 37. *Pecten varius* L. Querschnitt durch den Trichter.

Fig. 38. *Pecten varius* L. Querschnitt durch den vordern spaltförmigen Teil der Rinne.

Fig. 39. *Pecten varius* L. Querschnitt durch den mittlern Teil der Rinne.

Fig. 40. *Pecten varius* L. Querschnitt durch die Byssusscheide und den Anfang der Höhle.

Fig. 41. *Pecten varius* L. Querschnitt durch die Mitte der Höhle.

Fig. 37—40. Subl. + 5% Eisess., Orange G-D. Häm., LEITZ Ok. I, Obj. 1. 18 : 1.

gr. a. R grobkörnige, *f. a. R* feinkörnige acidophile Rinnendrüsen, *gr. a. H* grobkörnige, *f. a. H* feinkörnige acidophile Höhlen-

drüsen, *b. Dr.* basophile Drüsen der Byssusscheide, *o. W.* obere Winkel der Fächer.

Fig. 42. *Pecten varius* L. Die untern Enden zweier Fächer der Byssushöhle, mit Byssus.

Fig. 43. *Pecten varius* L. Die mittlern Teile zweier Fächer der Byssushöhle, mit Byssus.

Fig. 42—43. Subl. $\pm 5\%$ Eisess., Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. 1, Obj. $17/_{12}$. 420 : 1.

Fig. 44. *Pecten varius* L. Teil eines in der Byssusscheide steckenden alten Byssus. Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. 1, Obj. C. 100 : 1.

Fig. 45. *Pecten varius* L. Epithel aus dem innern Teile der Rinne. *b. K* Basalkörperchen der kräftigen Wimpern, *K* Kern einer Epithelzelle, *gr* Drüsengranula. ZENKER'sches Gemisch, HEID. Eis.-Häm., ZEISS Ok. 1, Obj. $17/_{12}$. 420 : 1.

Fig. 46. *Lima inflata* LAM. Fuß in kontrahiertem Zustande; Drüsen, mit Ausnahme der peripheren Mucindrüsen, eingezeichnet. 4 : 1.

Fig. 47. *Lima infl.* LAM. Frontalschnitt durch den vordern Teil des Fußes.

Fig. 48. *Lima infl.* LAM. Frontalschnitt durch den hintern Teil des Fußes.

Fig. 49. *Lima infl.* LAM. Querschnitt durch den Fuß, zu Beginn der Rinne.

Fig. 50. *Lima infl.* LAM. Querschnitt durch den Fuß, mittlerer Teil der Rinne. *R. m* Längs-, *L. m* Ringmuskulatur.

Fig. 47—50. Subl. $\pm 5\%$ Eisess., Orange G-D. Häm., LEITZ Ok. I, Obj. 1. 18 : 1.

Fig. 51. *Lima infl.* LAM. Acidophile Rinnendrüsen: *a* mit reifem, aus spindelförmigen Granula bestehendem Inhalt, *b* „in Regeneration“. ZENKER'sches Gemisch, HEID. Eisenhäm., ZEISS Ok. 1, Obj. $17/_{12}$. 420 : 1.

Fig. 52. *Lima infl.* LAM. Teil eines unregelmäßig gebildeten Fadens. 20 : 1.

Fig. 53. *Lima squamata* LAM. Querschnitt durch den Anfang der Höhle; die Falten beginnen aufzutreten. Die weit nach vorn reichenden Teile der Fächer sind angeschnitten. ZENKER'sches Gemisch, Orange G-D. Häm., LEITZ Ok. I, Obj. 1. 18 : 1.

Fig. 54. *Dreissensia polymorpha* P. Querschnitt durch die Rinnen-grube (*G*) des Fußes. ZENKER'sches Gemisch, Orange G-D. Häm., LEITZ Ok. III, Obj. i. 26 : 1.

Tafel 35.

Fig. 55. *Pinna nobilis* L. Querschnitt durch den Beginn der Rinne.

Fig. 56. *Pinna nobilis* L. Querschnitt durch die Rinne: Form der Rinne und ihrer Lippen (*li*) bei der Secretion.

Fig. 57. *Pinna nobilis* L. Querschnitt durch den Fuß im mittlern Teile der Rinne.

Fig. 58. *Pinna nobilis* L. Querschnitt durch den Beginn der Byssusscheide und Höhle.

Fig. 59. *Pinna nobilis* L. Querschnitt durch Byssusscheide und Höhle, mittlerer Teil.

Fig. 60. *Pinna nobilis* L. Querschnitt durch den linken hintern Fußretractor mit den in ihm gelegenen 2 Byssusfächern (*f*).

Fig. 55—60. Subl. $\pm 5\%$ Eisess., Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. 1, Obj. A. 44:1.

In Fig. 59 ist nur ein Teil des die Byssusscheide und die Höhle ausfüllenden und die Byssusfäden (*B. f*) einschließenden basophilen Secrets (*b. S*) eingezeichnet.

Fig. 61. *Anomia ephippium* L. Erwachsenes Tier (mit verkalktem Byssus). Partie aus der Höhle. *b. L* basophile Byssuswurzellamellen. Subl., Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. 2, Obj. $1''/_{12}$. 530:1.

Fig. 62. *Anomia ephippium* L. Flächenansicht des Epithels im untern Teile einer Höhlenfalte. *b. F* die zwischen den Epithelzellen ausmündenden und dicht unter diesen liegenden basophilen Faltendrüsen. ZENKER'sches Gemisch, Thionin, ZEISS Ok. 1, Obj. $1''/_{12}$. 420:1.

Fig. 63. *Anomia ephippium* L. Schnitt, entsprechend der in Fig. 10, Taf. 31 angegebenen Richtung (I—I). Mit Byssus, *P* Poren in demselben, *r. p. s* hinterer (linker) Fußretractor. LEITZ Ok. III, Obj. 1. 26:1.

Fig. 64. *Anomia ephippium* L. Frontalschnitt durch ein junges Exemplar; Byssus entfernt. *R. M* die sich eben ausbreitende Ringmembran, *P. G* Pedalganglien, *V. G* Visceralganglien. CARNOY, Orange G-D. Häm., LEITZ Ok. IV, Obj. 1. 30:1.

Fig. 65. *Mytilus edulis* L. Querschnitt durch den Vorderfuß hinter dem Trichter.

Fig. 66. *Mytilus edulis* L. Querschnitt durch den Vorderfuß, zu Beginn der Rinne. *K* Durchschnitte durch die Kanäle.

Fig. 67. *Mytilus edulis* L. Querschnitt durch den Vorderfuß, mittlerer Teil der Rinne. *f. a. R* feinkörnige, *gr. a. R* grobkörnige ac. Rinnendrüsen.

Fig. 65—67. Subl. $\pm 5\%$ Eisess., Orange G-D. Häm., LEITZ Ok. III, Obj. 1. 26:1.

Tafel 36.

Fig. 68. *Mytilus edulis* L. Frontalschnitt durch die Byssusscheide. *c. m* circuläre Muskelfasern.

Fig. 69. *Mytilus edulis* L. Frontalschnitt durch die Byssushöhle, mittlerer Teil. *v. W* vordere, *h. W* hintere Winkel der Fächer.

Fig. 70. *Mytilus edulis* L. Querschnitt durch die Byssushöhle, hinterer Teil.

Fig. 71. *Mytilus edulis* L. Querschnitt durch die Byssushöhle, mittlerer Teil.

Fig. 68—71. ZENKER'sches Gemisch, Orange G-D. Häm., LEITZ Ok. III, Obj. 1. 26 : 1. (In Fig. 69 und 71 sind die Falten nur als einfache Linien gezeichnet; die zwischen sie ein- greifenden Byssuswurzellamellen sind ganz weggelassen.)

Fig. 72. *Mytilus edulis* L. Vorderer Winkel eines Byssusfaches der Höhle, der Ausmündungsbezirk der acidophilen Höhlendrüsen (*a. H.*). Epithel! Subl. + 5% Eisess., T.-Tr., ZEISS Ok. 1, Obj. $1\frac{1}{12}$. 420 : 1.

Fig. 73. *Mytilus edulis* L. Epithel im innern Teile der Rinne. Die Granula gehören den grobkörnigen acidophilen Rinnendrüsen an. *K* Kerne der Epithelzellen. ZENKER'sches Gemisch, HEID. Eisenhäm., ZEISS Ok. 1, Obj. $1\frac{1}{12}$. 420 : 1.

Fig. 74. *Mytilus edulis* L. Flächenansicht des Epithels einer Höhlenfalte. ZENKER'sches Gemisch, HEID. Eisenhäm., LEITZ Ok. I, Obj. 6. 255 : 1.

Fig. 75. *Modiola barbata* L. Querschnitt durch die Rinnengrube.

Fig. 76. *Modiola barbata* L. Querschnitt durch den Fuß kurz vor Anfang der Höhle. Subl. + 5% Eisess., Orange G-D. Häm., LEITZ Ok. III, Obj. 1. 26 : 1.

Fig. 77. *Lithophagus lithophagus* L. Querschnitt durch den Vorderfuß. *S. Dr* in den Seitenwänden gelegene besondere Drüsengruppe, *a. R₁* und *a. R₂* s. Text. Subl. + 5% Eisess., Orange G-D. Häm., LEITZ Ok. III, Obj. 1. 26 : 1.

Fig. 78. *Lithophagus lithophagus* L. Querschnitt durch die Byssus- scheide mit Byssusstamm (*B. st*). *c. M* circuläre Muskelfasern. Subl. 5% Eisess., Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. 1, Obj. A. 44 : 1.

Fig. 79—82. *Modiolaria marmorata* FORBES. Frontalschnitte durch die Byssushöhle in verschiedener Höhe von unten nach oben folgend. *v. b. Dr* vordere basophile Drüsenmassen, s. Text. *P. G* Pedalganglien. Subl. + 5% Eisess., Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. 2, Obj. A. 56 : 1.

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

3 9088 00318041 1

nhmoll QL430.6.S51

Untersuchungen über den Byssusapparat d